



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

FACULTAD DE CIENCIAS

Caracterización eco-morfológica de  
cianobacterias bentónicas en ríos de la región  
central de México

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

Biólogo

PRESENTA:

Pablo Emiliano Cuevas Saldaña

TUTOR

Dr. Javier Carmona Jiménez



Ciudad Universitaria, C.D.MX.  
Septiembre 2021



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## **Agradecimientos**

A la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México por su labor en la formación de nuevos científicos en México.

A mi tutor y director de tesis Dr. Javier Carmona Jiménez por su disposición de formar nuevos profesionales y brindarme la oportunidad de trabajar en su laboratorio, salir a coleccionar en campo y sobre todo por la guía y el apoyo que dedicó a este trabajo.

A los integrantes del Jurado de Examen de Grado: Dra. Itzel Becerra Absalón, M. en C. Mariana Guadalupe Cartajena Alcántara, Dr. Enrique Arturo Cantoral Uriza, Dr. Gustavo Alberto Montejano Zurita por sus valiosas aportaciones al trabajo, así como el tiempo invertido en revisarlo y su disposición de revisar tesis de la comunidad científica.

Al proyecto “Conservación y manejo de cuencas hidrológicas: indicadores socioecológicos y sistemas de gobernanza ambiental local” apoyado por el programa PAPIIT (IN307219).

A la Dra. Angela Caro Borrero por su apoyo en las actividades del laboratorio.

A mis compañeros de laboratorio: Ara, Víctor, Aída, Karla, Juan, Edgar, Kenia, Fernanda y Sonia porque de cada uno de ustedes aprendí algo valioso, y por las incontables risas.

A mis padres por siempre apoyarme, por la educación, el afecto y el compás moral que sigo como ejemplo.

A mi hermana, por siempre aconsejarme y hacerme reír.

A Mariana, por acompañarme todo este tiempo.

A todos mis amigos y toda mi familia.

<b>Índice</b>	
<b>Resumen</b>	<b>3</b>
<b>Abstract</b>	<b>4</b>
<b>1. Introducción</b>	<b>5</b>
1.1. Los Ríos como ambientes dinámicos	
1.2. Características principales de cianobacterias y sus adaptaciones	
1.3. Alteraciones físicas del hábitat	
1.4. Plasticidad morfológica y especies crípticas	
<b>2. Justificación</b>	<b>11</b>
<b>3. Problema de Investigación</b>	<b>12</b>
<b>4. Preguntas e Hipótesis de Investigación</b>	<b>12</b>
<b>5. Objetivos</b>	<b>13</b>
5.1. Objetivo General	
5.2. Objetivos particulares	
<b>6. Descripción del Área de Estudio</b>	<b>14</b>
6.1. Cuenca de México	
6.1.1. Ríos de Montaña	
6.2. Cuenca del Río Pánuco	
6.2.1. Ríos de planicie	
<b>7. Materiales y Método</b>	<b>18</b>
7.1. Trabajo de campo	
7.2. Trabajo de gabinete	
7.2.1. Identificación taxonómica y reconocimiento de caracteres	
7.2.2. Bio ensayos	
7.3. Análisis estadísticos	
<b>8. Resultados</b>	<b>21</b>
8.1. Caracterización Ambiental	
8.2. Variación Morfológica y Caracterización del Microambiente	
8.3. Caracterización de las poblaciones de <i>Placoma</i>	
8.4. Caracterización de las poblaciones de <i>Nostoc (sensu lato)</i>	
8.5. Caracterización de las poblaciones de <i>Phormidium (sensu lato)</i>	
8.6. Resumen general de rasgos de <i>Placoma</i> , <i>Nostoc</i> y <i>Phormidium</i>	
<b>9. Discusión</b>	<b>68</b>
9.1. Caracterización del microambiente y la variación morfológica	
9.2. Caracterización fisiológica	
9.3. Cianobacterias en ríos: estrategias comunes y adaptaciones de grupo	
<b>10. Conclusiones</b>	<b>83</b>
<b>11. Literatura citada</b>	<b>85</b>

## Resumen

Se estudió la variación morfológica y funcional de poblaciones de cianobacterias en ambientes de río de montaña (Región de origen volcánico y silíceo, de altitud elevada) de la Cuenca de México y la Cuenca del Río Balsas; y de río de planicie tropical (Región de origen sedimentario y calcáreo-carbonatado, de altitudes menores) en la Cuenca del Río Tamuín. Se registraron preferencias micro ambientales de las cianobacterias en forma de Temperatura, Velocidad de Corriente, Profundidad, y preferencias ambientales en forma de Sólidos Disueltos Totales, Nutrientes disueltos, Conductividad específica, pH, Oxígeno Disuelto y Caudal, registradas *in situ*. Con las variables ambientales se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica y consecuentemente un Análisis de Ascendencia Jerárquica para agrupar los sitios y evaluar su consistencia relacionada a la geografía. También se realizó un Análisis de Componentes Principales con las variables ambientales para agrupar los sitios dependiendo de sus variables ambientales. Se realizó una identificación taxonómica de 31 poblaciones de cianobacterias pertenecientes a los órdenes *Chroococcales*, *Nostocales* y *Oscillatoriales*, y se identificaron 11 morfoespecies. Se caracterizó la morfometría celular, las inclusiones celulares, células especializadas, metabolitos secundarios, forma de crecimiento y nivel de organización para determinar estrategias funcionales y variabilidad, así como las adaptaciones de las cianobacterias a los ambientes extremos que representan los ríos (Carmona *et al.*, 2013). Dentro de los ecosistemas fluviales, la distribución de las especies está limitada a ciertas áreas (Carmona *et al.*, 2013b), las cuales son particulares para las cianobacterias. Las poblaciones que se pudieron contrastar entre ambientes fueron de los géneros *Nostoc*, *Microcoleus* y *Placoma*. Se realizaron Análisis de Correspondencia Canónica para categorizar las variables ambientales y los rasgos morfológicos con el efecto en las cianobacterias. Se hicieron múltiples pruebas de correlación de Pearson entre los rasgos morfológicos y los parámetros ambientales, además de un Análisis de Kruskal Wallis para contrastar diferentes poblaciones de cianobacterias. Se resalta el efecto de la velocidad de corriente como un estresor físico relacionado al microambiente, así como la importancia de la dinámica de Fósforo- Nitrógeno para el establecimiento diferencial de las poblaciones de cianobacterias en los ríos. Finalmente se resumen las estrategias comunes y adaptaciones de grupo de las cianobacterias en ríos, independientemente de la región biogeográfica o geográfica estudiada.

Palabras clave: Cianobacterias bentónicas, ríos de montaña, ecología, morfología celular, adaptaciones

Key words: Benthic Cyanobacteria, mountains streams, ecology, cellular morphology, adaptations

## Abstract

This study comprises the morphological and functional variation of populations of cyanobacteria in mountain stream environments (a volcanic region with siliceous composition and high altitude) of the Mexico Basin and the Río Balsas Basin; and those of a tropical river (sedimentary region with calcareous content and lower altitude) in the Río Tamuín Basin. Micro environmental preferences were recorded *in situ* in the form of Temperature, Stream Velocity, Depth, and environmental preferences were recorded *in situ* in the form of Total Dissolved Solids, Dissolved Nutrients, Specific Conductance, pH, Dissolved Oxygen and Stream Width. A Canonical Correspondence Analysis and a posterior Hierarchical Ascending Classification was conducted with the environmental variables to group the sites and to test their consistency related to geography. A Principal Components Analysis was also performed with the environmental variables in order to group the sites with accordance to these parameters. 31 populations of cyanobacteria were identified, these belong to the orders *Chroococcales*, *Nostocales*, and *Oscillatoriales*, 11 Morpho species were identified. Cellular morphology, cellular inclusions, specialized cells, secondary metabolites, growth form and organizational level were studied in order to determine functional strategies and variability, as well as the adaptations that cyanobacteria have in order to cope with extreme environments like rivers (Carmona *et al.*, 2013). In fluvial ecosystems, the distribution of species is limited to certain areas and conditions (Carmona *et al.*, 2013b), and these conditions are specific for cyanobacteria. The populations analyzed between environments were from the genus *Nostoc*, *Microcoleus* and *Placoma*. Canonical Correspondence Analysis were performed in order to categorize the environmental variables and the morphological traits with the effect they have on cyanobacteria. Multiple Pearson correlation tests were conducted between the morphological traits and environmental parameters, as well as a Kruskal Wallis Analysis to contrast different populations of cyanobacteria. The effect of stream velocity is highlighted in this study with a role as a physical stressor related to micro environment, as well as the importance of the Phosphorus-Nitrogen dynamics which is related to the differential establishment of the populations of cyanobacteria in rivers. Finally, the common group strategies and adaptations that are independent to biogeographic or geographic regions in cyanobacteria are condensed.

## **1. Introducción**

### **1.1. Los ríos como ambientes dinámicos**

Los ríos, también considerados ambientes lóticos, son ecosistemas acuáticos que se caracterizan por el movimiento constante y unidireccional de un flujo a lo largo de un terreno con pendiente y por cambios espaciales y temporales en la velocidad de corriente (Elosegui y Sabater, 2009). El funcionamiento natural de un río está dado por cambios ambientales estacionales, principalmente por la temperatura, la precipitación y la escorrentía (De la Torre, 2009). Hoy en día, la mayor parte de los ríos peri-urbanos sufren de presiones y perturbaciones relacionadas a la expansión humana. La mayoría de las perturbaciones ambientales en los ríos están relacionadas con el cambio de uso de suelo y la contaminación de sus afluentes (Alberti *et al.*, 2007).

Los ríos están repletos de cianobacterias, muchos de estos taxones son estrictamente o predominantemente bentónicos (e.g., *Phormidium*, *Geitlerinema*), es decir que están adheridos al sustrato y el lecho del cauce, y por lo tanto pueden colectarse como tapetes o filamentos solitarios. Existe una plétora de ecosistemas y microhábitats que brindan excelentes sustrato para un sinnúmero de géneros, y se debe recalcar también que muchas cianobacterias son capaces de moverse a través de la columna de agua. Por lo tanto, casi cualquier ecosistema lótico tendrá cianobacterias representativas al estudiarse (Casamatta y Hasler, 2016).

Las especies de algas que habitan ríos cuentan con ciertas ventajas y desventajas ecológicas y ambientales, y las cuales no son compartidas con los hábitats lénticos. En términos generales, la impredecibilidad de un flujo de agua se presenta como un peligro al cual pocos organismos se han enfrentado con satisfacción. La evolución de organismos en ríos solo ha sido exitosa en varios segmentos aislados de los reinos animal y vegetal y ha encontrado relativamente pocos organismos susceptibles a ser moldeados a este ambiente (Blum, 1956).

### **1.2. Las cianobacterias de ambientes lóticos**

Las cianobacterias representan uno de los phyla más antiguos del mundo, y son de los procariontes más complejos morfológicamente. Son responsables del aumento de oxígeno en la atmósfera, evento conocido como “la gran oxigenación” que ocurrió hace 2.32-

2.45 mil millones de años (Schirrmeister *et al.*, 2011) y que cambió la historia de la vida en el planeta desde entonces.

Las cianobacterias (= Cyanophyta, Cianoprokarionte) son procariontes fotosintéticos que capturan luz solar como fuente de energía utilizando clorofila *a* además de varios pigmentos accesorios. Estos microorganismos por lo general son más grandes que la mayoría de las bacterias, se pueden encontrar en un rango de talla celular que varía desde 1  $\mu\text{m}$  hasta 30  $\mu\text{m}$  (Singh y Montgomery, 2011). Son un grupo morfológicamente diverso del cual se pueden distinguir tres morfologías básicas: unicelulares, filamentosas sin heterocitos y filamentosas con heterocitos (Singh y Montgomery, 2011.). Las cianobacterias suelen ser microscópicas pero sus crecimientos pueden ser observados a simple vista en forma de tapetes bentónicos, costras, colonias gelatinosas o crecimientos flotantes. Son comunes en los sistemas acuáticos, donde crecen suspendidas en la columna de agua (planctónicas), agregadas en la superficie (metafiticas), unidas a otras algas o macrofitas (epifitas) o adheridas al sustrato (bentónicas) (Quiblier *et al.*, 2013). Son comunes en el océano, lagos, estanques, manantiales, humedales, arroyos y ríos, así como también en ecosistemas terrestres. Desempeñan un gran rol en la dinámica del carbono, el nitrógeno y el oxígeno (Scott y Marcarelli, 2012), y responden a cambios ambientales utilizando adaptaciones evolutivas, y alterando su comportamiento. Diferentes combinaciones de sus rasgos fisiológicos y morfológicos pueden resultar como respuestas a cambios en la temperatura y los nutrientes disponibles en los ambientes lóticos. Estas respuestas son plásticas y se reflejan a través de una escala temporal muy amplia.

Las cianobacterias bentónicas de ríos necesitan soportar la erosión constante que ejerce el agua. De esto deriva la gran especificidad de las cianobacterias por el ambiente y micro ambiente que pueden habitar, además de su amplia plasticidad morfológica para lograrlo. En particular, el conjunto de variables micro y macro ambientales relacionadas con la preferencia de hábitat son la velocidad de corriente, la iluminación, la profundidad y el tipo de sustrato (Elosegui y Sabater, 2009). Por lo general, las cianobacterias se suelen ver como un presagio de degradación ecosistémica en los sistemas lóticos, debido a que comúnmente son el componente más visible en los “blooms” algales que se pueden observar en los ríos. Cuando estos organismos se acumulan excesivamente pueden causar efectos adversos como atenuación de la luz que penetra la columna de agua, bio

incrustación, producción de toxinas y acumulación excesiva de biomasa con una consecuente fase de anoxia derivada de la descomposición de esta (Casamatta y Hasler, 2016). A pesar de la reputación que tienen las cianobacterias, su presencia en ecosistemas lóticos saludables es extremadamente común y su papel como productores y cicladores de nutrientes es esencial.

Las cianobacterias son una herramienta útil como unidad de bio monitoreo en sistemas acuáticos, los cuales se pueden clasificar de acuerdo a su contenido de nutrientes (oligotrófico vs mesotrófico vs eutrófico)(Loza *et al.*, 2013). El estado ecológico de un río se puede inferir analizando la composición de especies de cianobacterias, además de sus características morfo-fisiológicas. Las cianobacterias por lo general dominan ríos y lagos de regiones polares, aunque suelen ser más abundantes en las comunidades bentónicas de lagos y ríos, de temperaturas mayores. Se ha probado experimentalmente que existe una correspondencia entre la alta abundancia de cianobacterias y temperaturas elevadas (Wilde y Tilly, 1981), como las de comunidades situadas río abajo de manantiales geotermales y descargas antropogénicas con temperaturas mayores al río (Patrick, 1974).

El hábitat bentónico de agua dulce representa un reto particular en cuanto a la disponibilidad de recursos físicos y químicos. Para las comunidades bentónicas este reto se concentra principalmente en la disponibilidad de nutrientes (sobre todo en ríos de montaña donde hay poca concentración de estos) y la disponibilidad de luz. Además, la disponibilidad de nutrientes está íntimamente relacionados con el ambiente terrestre circundante, ya que representa su fuente principal de nutrientes y protección a la luz directa del sol (Scott y Marcarelli, 2012). Las algas bentónicas de los ríos tienen diversos rangos de tolerancia para estas variables, por lo que un hábitat específico estará dominado por aquellas comunidades que encuentren las condiciones más favorables para su establecimiento (Peña *et al.*, 2005). La producción primaria en estos hábitats parece estar limitada por la temperatura, el oxígeno disuelto, las fuentes de carbono, y los micronutrientes tales como las fracciones de nitrógeno (nitrito, nitrato y amonio) y el fósforo inorgánico (Soininen y Könönen, 2004; Elser *et al.*, 2007).

De igual manera, a nivel microambiental la velocidad de corriente, el tipo de sustrato, la intensidad luminosa y la profundidad juegan un rol importante en regular la presencia y abundancia de las comunidad algal bentónica en ríos y arroyos (Kivrak y Uygun,

2012). En particular, las cianobacterias tienen diferentes preferencias espaciales a nivel de microambiente (Beltrán et al., 2005; Cartajena et al. 2020).

### **1.3 Alteraciones físicas del hábitat**

Las comunidades bentónicas de cianobacterias establecidas en los ríos son a menudo afectadas por alteraciones físicas como cambios en la velocidad de corriente, la acción de oleaje y/o fricción, y los periodos de sequía e inundación (Scott y Marcarelli, 2012). La variabilidad en la velocidad de corriente, la turbulencia y la edad de la comunidad todas son variables que influyen la capacidad de los fotótrofos bentónicos de soportar alteraciones físicas. Las cianobacterias tienen que responder comúnmente a un estresor físico grave, originado por la dinámica de flujo del agua corriente. Esta variable influye en la forma y tamaño del talo, ya que existen distintas formas de crecimiento como los filamentos, o los tapetes, los cuales reducen el arrastre y resisten un mayor flujo de agua sin romperse. Existen otras estrategias como la secreción de mucílago, la cual incrementa la viscosidad localmente y favorece el flujo laminar en vez de las turbulencias (Beltrán-Magos *et al.*, 2005). Un rasgo importante de las cianobacterias para resistir la tensión de flujo es la forma de crecimiento (Peterson, 1996). Los filamentos muy largos, así como los tapetes sueltos pueden ser susceptibles al estrés impuesto por la velocidad de corriente, mientras que las formas de crecimiento adnadas pueden ser mejores para resistir la tensión de flujo (Pringle y Hamazaki, 1997). Las cianobacterias también pueden resistir esta presión por medio de estructuras vasales que promueven la adhesión, como un mucílago denso que amortigüe la turbulencia o un perfil vertical bajo que reduzca el arrastre (Blenkinsopp y Lock, 1994). Las algas bentónicas que permanecen adheridas al sustrato requieren desarrollar también cambios a nivel metabólico para sobrevivir en un ambiente con drásticas fluctuaciones en cuanto a iluminación, pH y concentraciones de oxígeno (Sinha, 2003).

### **1.4 Plasticidad morfológica y especies crípticas**

Komárek y Anagnostidis (2005) designaron los rasgos específicos de una especie de cianobacterias como: grupos de poblaciones con un genoma compartido, que tienen rasgos fenotípicos similares y reconocibles dentro de sus límites de variación, y que ocupen roles ecológicos iguales o similares. Sin embargo, las poblaciones de cianobacterias se

manifiestan como un continuo de variación morfológica, fisiológicas y de diferentes variantes ecológicas por lo que resulta difícil caracterizar un grupo de poblaciones similares y diferenciarlas del resto. Parte de este continuo de variación se debe a la respuesta o adaptación de las cianobacterias a su ambiente particular, aún cuando son derivadas del mismo genotipo. Estas respuestas son lo que se conoce como plasticidad fenotípica.

La plasticidad fenotípica puede ser ventajosa bajo condiciones ambientales cambiantes, pero depende de escalas temporales, fluctuaciones ambientales y respuestas plásticas (Stomp *et al.*, 2008). Si una alteración ambiental ocurre demasiado rápido, tal y como sucede en los ríos, las especies requieren de una rápida respuesta para adaptarse a las nuevas condiciones. Esta plasticidad funcional y su variación entre los distintos taxa de cianobacterias evidentemente está relacionada con el hábitat particular donde se desarrollan. Más allá de la plasticidad fenotípica, también ocurren cambios a nivel de genoma, los cuales eventualmente llevan a la separación de especies, estas pueden o no compartir rasgos morfo fisiológicos.

La mutación es considerada como el factor principal en la separación de poblaciones morfológicas y ecológicas en las cianobacterias. Este proceso combinado con el intercambio de material genético dentro de poblaciones y entre poblaciones emparentadas (Six *et al.*, 2007), aumenta las posibilidades de una rápida aclimatación y adaptación a un rango amplio de condiciones ambientales (Komárek, 2016). Los procesos metabólicos se reajustan y/o se introducen nuevas proteínas para soportar nuevas condiciones (Komárek y Kastovsky, 2003). Este proceso continuo ha resultado en un gran número de desviaciones morfológicas, ecológicas y eco fisiológicas en poblaciones naturales. De hecho, Rippka *et al.* (1979) sostienen que es difícil encontrar dos poblaciones de la misma especie o cepa de cianobacterias que sean idénticas morfológica o funcionalmente. . Esto demuestra la gran diversidad plástica y diversificación de las cianobacterias, además de la enorme gama de desviaciones y modificaciones morfológicas, ecológicas y genéticas que presentan (Komárek, 2016). La plasticidad morfológica puede ser caracterizada para realizar estudios ecológicos que nos permitan conocer las adaptaciones y respuestas que tienen las cianobacterias a las variaciones ambientales en cada tipo de ambiente.

Los factores bióticos y abióticos juegan un papel fundamental en la presencia, abundancia, permanencia y distribución de las especies. Su evaluación nos brinda

información acerca de sus requerimientos fisiológicos, su capacidad de variación tanto morfológica como morfométrica, sus límites de tolerancia, su ubicación en determinados ambientes y/o zonas geográficas particulares, así como los mecanismos a través de los cuales las cianobacterias han logrado ocupar una gran diversidad de ambientes, en ocasiones extremos, y subsistir a través del tiempo (Beltrán-Magos, 2014).

#### Estrategias y adaptaciones

Las cianobacterias tienen la habilidad de fijar nitrógeno atmosférico ( $N_2$ ) a través de células especializadas conocidas como heterocitos o diazocitos. Esto ocurre cuando las proporciones de nitrógeno en el medio son bajas (Berrendero, *et al.*, 2016) sin embargo, la fotosíntesis oxigénica y la fijación de nitrógeno son procesos incompatibles debido a que la enzima nitrogenasa es inactivada por oxígeno, el cual es producto de la fotosíntesis. Para resolver esta problemática las cianobacterias utilizan principalmente dos mecanismos: un reloj biológico que separa las actividades temporalmente, y una diferenciación celular (heterocitos) que lo hace espacialmente (Kumar *et al.*, 2010).

Además del nitrógeno, las cianobacterias son capaces de explotar un amplio rango de formas orgánicas de fósforo disueltas a través de fosfatasa y aminopeptidasas extracelulares (Percival *et al.*, 2014). Los gránulos de polifosfato son agregados esféricos que miden 0.1 a 0.3  $\mu m$ , conformados por fosfatos lineales de alto peso molecular que parecen funcionar como fuente de fosfato para la síntesis de ácidos nucleicos y fosfolípidos o como fuente de energía para la síntesis de ATP (Merrick, 1979). Los gránulos de polifosfato se han asociado a la capacidad que poseen diversos microorganismos para adaptarse a condiciones físicas y químicas de estrés (Brown y Kornberg, 2004). El cambio ultraestructural más notable en células deficientes de fósforo es la pérdida de los gránulos de polifosfato (Livingston y Whitton, 1983). El fósforo es el principal nutriente limitante que regula el crecimiento y la biomasa de las algas en ecosistemas de agua dulce (McCormick *et al.*, 2001).

Otra variable que altera el metabolismo y desarrollo de las cianobacterias es la temperatura, la cual tiene un mayor impacto estacional y latitudinal que debido a las fluctuaciones de esta durante el día (Darley, 1982).

## **2. Justificación**

Los estudios ecológicos y fisiológicos con algas en ecosistemas lóticos son escasos en México y el mundo debido a la falta de especialistas, además de la constante degradación de los ecosistemas remanentes. Gran parte de los ríos estudiados se encuentran en sitios peri urbanos por lo que representan un excelente modelo para estudiar el efecto del cambio asociado a actividades antropogénicas, además de las dinámicas estacionales y ecológicas propias de cada región.

Las regiones estudiadas representan un contraste entre dos regiones geológicas de origen y composición química distinta por lo que permiten observar adaptaciones y respuestas de distintos grupos de cianobacterias en condiciones contrastantes. En México no existen muchos trabajos que discutan la morfometría y fisiología celular de cianobacterias, principalmente porque la taxonomía de gran parte de los grupos comunes de cianobacterias (Nostocales, Oscillatoriales y Chroococcales) sigue en debate desde la implementación de la taxonomía molecular y los métodos integrativos. El enfoque de este trabajo, a nivel poblacional, representa un enfoque práctico para el estudio de cianobacterias y sus adaptaciones a ambientes extremos como los ríos de montaña en México, los cuales se encuentran en situaciones de cambio rápido debido a la presión por los recursos que mantienen.

### **3. Problema de investigación**

La caracterización de la variabilidad biológica en poblaciones de cianobacterias requiere de una aproximación morfofuncional que determine la importancia de los parámetros ambientales que rigen la dinámica espacial y temporal de un río y las estrategias biológicas de las especies. Estas estrategias tenderán a ser diferenciales de acuerdo a la especie y su preferencia ambiental.

Para estudiar las adaptaciones de este grupo es importante tomar en cuenta dos aspectos. El primero es describir y encontrar las estrategias de supervivencia que este grupo presenta en los ecosistemas ribereños, las cuales pueden ser afectadas por variables micro, meso y macro ambientales. El segundo son las respuestas al ambiente que tienen estos organismos bajo el gradiente de efectos antrópicos que presentan los ríos de montaña, sean este por degradación, por presión sobre los recursos del ecosistema, o por la variación ecológica natural de distintos sitios y puntos de un río.

### **4. Preguntas e hipótesis de investigación**

¿Cuáles son las variables físicas que afectan principalmente la morfología y fisiología de las cianobacterias en ambientes ribereños?

¿La intensidad de la velocidad de corriente determina la exclusiva presencia de formas de crecimiento colonial y filamentosa, y la mayor talla, cómo respuesta a la fuerza de arrastre que están sometidas?

¿Cuál es la relación de la concentración de nutrientes con las estrategias fisiológicas de las cianobacterias?

¿La limitación de nutrientes estará relacionada con la presencia de cianobacterias heterocitosas y la capacidad de almacenar fósforo?

¿Se pueden reconocer estrategias morfofuncionales comunes entre los taxa?

¿Existe una comunidad de cianobacterias particulares que habitan los ríos, que desarrollan estrategias morfofuncionales comunes producto de una evolución paralela?

## **5. Objetivos**

### **5.1. Objetivo general**

- Caracterizar la variación morfológica y funcional en poblaciones de cianobacterias para determinar las potenciales respuestas adaptativas en ambientes lóticos.

### **5.2. Objetivos particulares**

- Determinar las preferencias ambientales y micro ambientales de las poblaciones de cianobacterias de dos latitudes y regiones biogeográficas con distinto origen geológico.
- Caracterizar la morfometría celular, las inclusiones celulares, células especializadas y metabolitos secundarios para determinar estrategias de supervivencia, adaptación y respuesta relacionadas con la disponibilidad de nutrientes y la composición física y química del ambiente.

## 6. Descripción del área de estudio

### 6.1. Cuenca de México

La Cuenca de México se localiza al sur de la Altiplanicie Mexicana ( $19^{\circ} 02'$  y  $20^{\circ} 12'$  LN y  $98^{\circ} 28'$  y  $99^{\circ} 32'$  LW) y ocupa toda el área de la Ciudad de México y parte de los estados de México, Hidalgo, Tlaxcala y Puebla (Fig. 1). La Cuenca de México se encuentra ubicada dentro de la Región Hidrológica 26-Pánuco (RH-26), la cual se considera como una de las regiones más importantes por su escurrimiento, ya que en esta zona se genera una amplia red fluvial (INEGI, 2002). Tiene una extensión de aproximadamente  $9,600 \text{ km}^2$  y está rodeada por montañas que forman parte del Eje Volcánico Transversal. Sus altitudes oscilan entre los 2,300 y 5,450 metros sobre el nivel del mar. Es una cuenca de tipo endorreica y lacustre, en la actualidad drena artificialmente hacia otras cuencas adyacentes. La principal fuente de recarga de los acuíferos en la cuenca es de origen pluvial (Legorreta, 2009). La Cuenca de México en sus partes elevadas, presenta vegetación de bosque de *Abies*, bosque de *Pinus* y bosque de *Quercus*. La Cuenca de México es considerada una depresión profunda, que se originó por actividad volcánica en la región, por lo que los principales materiales que la conforman son de origen volcánico. La parte alta de la cuenta, donde se encuentran los ríos de montaña, está formada por materiales epiclásticos y depósitos piroclásticos, lo cual genera un pH ácido del agua, mientras que la parte baja se conforma de depósitos lacustres y derrames basálticos (González *et al.*, 2015). Los ríos de montaña o ríos de bosque de coníferas, los cuales suelen predominar en altas latitudes y altitudes, no forman doseles tan cerrados como los caducifolios, por lo que se permite una mayor penetración de luz hacia el arroyo. Las fuentes de los ríos suelen ser pequeñas y en el caso de los ríos de montaña son por lo general empinados y erosionales (Buffington y Montgomery, 1997). En ambientes templados, los ríos suelen estar sombreados por un dosel de árboles. Estas condiciones resultan en ríos fríos, bien oxigenados los cuales son alimentados constantemente con hojas. Se liberan partículas finas de materia orgánica cuando las hojas se descomponen y desintegran por las comunidades biológicas del río (Vannote *et al.*, 1980). En esta cuenca se estudiaron 4 ríos de montaña; el río Magdalena, el río Santo Desierto, el río Cuautitlán y el río San Rafael, y se estudiaron 10 sitios: Monte Alegre, Segundo Dinamo, San Miguel, Camino, Escuela Ambiental, Canal, Cascada El Negro, Iturbide, Paraíso y Nacimiento Presa Iturbide (Fig. 1).

## **6.2. Sub-Cuenca del río Tamuín**

La sub-cuenca del Río Tamuín se encuentra ubicada principalmente en el estado del San Luis Potosí, dentro de la Región Hidrológica 26-Pánuco (RH-26). La Cuenca del Río Tamuín se localiza en la porción sur y oriente de la RH-26 y es la cuenca de mayor extensión, cubriendo una superficie equivalente al 38.9% del territorio potosino. Se le considera como la cuenca que más aportación de aguas superficiales ofrece, ya que cuenta con una compleja red fluvial. La topografía accidentada de la región huasteca origina saltos de agua o cascadas. Debido a lo extenso de esta cuenca, presenta variaciones notables en condiciones climáticas, registra una temperatura media anual de 12° a 18° C al sur de la ciudad de San Luis Potosí, con incremento hacia la zona de la huasteca hasta alcanzar los 26° C, mientras que la precipitación total anual oscila de la misma manera, variando de 400 a 1500 mm (Daw-Guerrero, 2020). La zona de estudio es una región cárstica, donde predominan rocas calizas, por lo que se observa una gran cantidad de carbonatos disueltos en el agua del río (Cantoral-Uriza, 1997). Los sitios tomados en cuenta, pertenecen a la parte baja de la cuenca, donde predominan las rocas calizas y por lo que generalmente se puede observar una gran cantidad de carbonatos disueltos en el agua de los ríos. La vegetación correspondiente a la cuenca es bosque templado, selva húmeda, subhúmeda y matorral xerófilo (Cuevas *et al.*, 2010). Los sitios que se colectaron en esta cuenca fueron: Confluencia, Meco, Micos, Minas Viejas, Tambaque y El Salto.

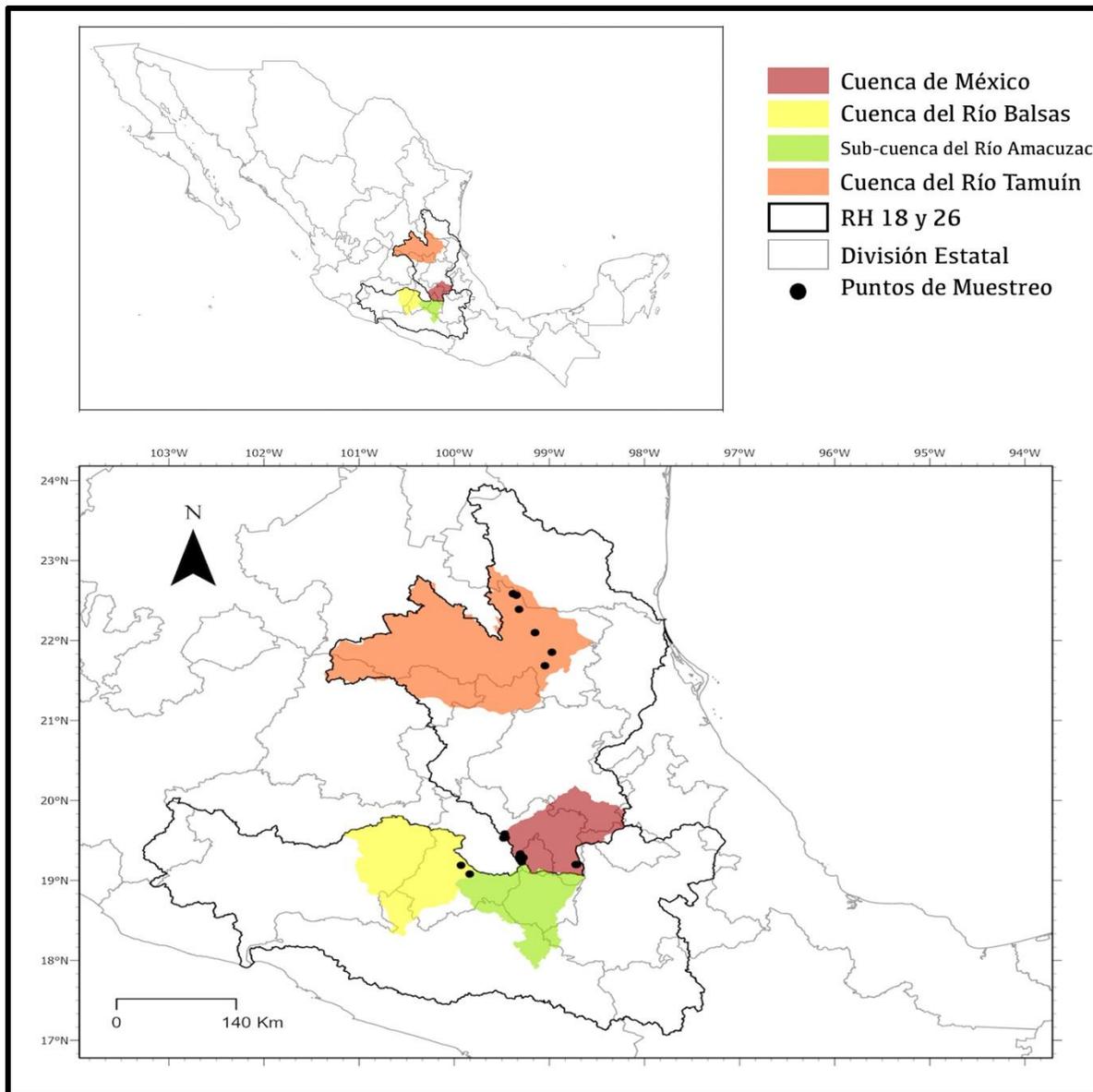


Fig. 1. Cuencas y sitios de estudio con cianobacterias en la región central de México.

### 6.3. Cuenca del río Balsas

La Cuenca del río Balsas se localiza en la parte centro oeste de México, entre los paralelos 17° 00' y 20° 00' LN y 93° 30' y 103° 15' de LO, y abarca una superficie total de 112, 036 km<sup>2</sup>, incluye los estados de México, Tlaxcala, Puebla, Oaxaca, Morelos, Guerrero, Michoacán y Jalisco (Cotler, 2010) (Fig. 1). El tipo de suelo predominante en la cuenca es el andosol, el cual se caracteriza por derivarse de cenizas volcánicas recientes, ricas en alofanos en un clima semi-frío subhúmedo. Esta relación aunada a la precipitación, genera

un pH ácido que permite tener una alta capacidad de intercambio catiónico y una baja saturación de bases, lo cual facilita la retención de agua y nutrientes para el desarrollo de vegetación de pino-encino, que proporciona a su vez abundante materia orgánica (Vilchis, 2006). La dinámica de las algas bentónicas en los ríos de clima tropical está controlada por factores similares a los ríos templados, los cuales son el flujo de agua, la luz y el importe de nutrientes. En algunos casos, los ríos tropicales pueden variar en gran medida en magnitud de flujo, o hasta alternar entre estados de sequía e inundación entre temporadas asociadas con la caída de lluvia (Flecker, 1992). Durante la temporada de lluvia cuando el flujo es alto, el sustrato del río es frecuentemente alterado y la turbidez es alta. Durante la temporada de sequía el flujo es menor o casi nulo, la temperatura se eleva, así como la claridad del agua, y el sustrato se caracteriza por estar dominado por perifiton adherido (Scott y Marcarelli, 2012).

#### **6.4. Sub-Cuenca del Río Amacuzac**

Según los datos del INEGI del año 2000, la sub-cuenca del Río Amacuzac ocupa un territorio de 8 946 Kilómetros cuadrados, en los estados de México, Morelos, Puebla, Guerrero y la Ciudad de México. Las características ambientales se asocian fuertemente a la región del Balsas, además de que esta cuenca es un tributario a la cuenca del Río Balsas (CONAGUA, 2012), por lo que se agrupan los sitios de esta región con aquellos de la región del Balsas.

En la región del Balsas se muestrearon dos ríos, cada uno con un sitio: Arroyo Monarca y Agua Blanca.

## 7. Materiales y Método

### 7.1 Trabajo de campo

En cada sitio, fueron seleccionados cuatro puntos de muestreo a lo largo de un transecto de 10 metros del río, con una distancia aproximada de dos metros. En cada punto se registró el porcentaje de cobertura de cada crecimiento de cianobacteria, lo anterior se realizó con una unidad de muestreo circular de 20 cm de diámetro (314 cm<sup>2</sup> de área total). En cada punto de muestreo se midieron los parámetros microambientales de: velocidad de corriente (VC) y profundidad (P) de estos datos se tomaron diez réplicas en cada crecimiento registrado.

Asimismo, se tomaron muestras de los diferentes crecimientos de cianobacterias encontrados, los cuales fueron depositados en frascos de polipropileno con agua del río. Las muestras fueron transportadas a una temperatura de 4°C hasta el laboratorio, donde se les realizó una identificación taxonómica y el resto de los análisis de laboratorio.

La caracterización fisicoquímica del agua se realizó *in situ*, utilizando una sonda multiparamétrica (Thermo Scientific, Orion Star A329). Se tomaron medidas de temperatura (T°), pH, conductividad eléctrica (K<sub>25</sub>), sólidos disueltos totales (SDT), oxígeno disuelto (OD) y porcentaje de saturación de oxígeno (SO). Asimismo se tomaron medidas de caudal (Q<sub>3</sub>) mediante la técnica descrita por Gore (2007), a partir de multiplicar la velocidad media por el área de la sección transversal de flujo, para lo que se mida la velocidad de corriente (VC) y la profundidad (P) del río en varios segmentos a lo ancho del cauce. Para realizar el análisis químico del agua se tomaron muestras por duplicado de un litro de agua, las que fueron depositadas en frascos de polipropileno previamente lavados y esterilizados (APHA, 2012). Las muestras se transportaron en refrigeración (4° C) hasta su posterior análisis en el laboratorio de Ecosistemas de Ribera de la Facultad de Ciencias, UNAM. La concentración de nutrientes en el agua se realizó por duplicado, mediante espectrofotometría (Hach DR/39000) evaluando la concentración de fósforo reactivo soluble y nitrógeno en sus diferentes formas: amoníaco (NH<sub>4</sub>), nitritos (NO<sub>2</sub>) y nitratos (NO<sub>3</sub>) (APHA, 2012).

## 7.2 Trabajo de gabinete

### *Identificación taxonómica*

La identificación taxonómica de cianobacterias fue a nivel de especie empleando las guías de identificación de Komárek (2013), y Komárek y Anagnostidis (2005) a excepción de los casos donde no se encontraron caracteres distintivos que permitieran una identificación confiable. Se utilizó un microscopio OLYMPUS, para observar y fotografiar las muestras colectadas. En cada población fueron consideradas las medidas correspondientes a la longitud del talo, diámetro del talo para los crecimientos globulares o tapete; se consideraron 10 medidas de longitud de talo. Además se registraron 60 medidas celulares de largo y ancho y en caso de presentar células especializadas como heterocitos o acinetos se tomaron 10 medidas, o las que pudieran encontrarse.

Se realizaron tinciones celulares para reconocer gránulos de polifosfato a partir de un fragmento de muestra, el cual fue centrifugado, depurado de residuos y posteriormente sumergido en Nitrato de Plomo ( $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ ) 0.1 N. La muestra fue enjuagada y se le añadió sulfuro de amonio al 10%, posteriormente fue observada al microscopio.

### *Bioensayo con Artemia salina*

En este ensayo se utilizaron las muestras de cianobacterias recogidas en un cuerpo de agua para estudiar la posible toxicidad de las mismas utilizando nauplios de *Artemia salina* (Drobniewska *et al.*, 2004). Se extrajeron las toxinas o metabolitos secundarios de las muestras (tapetes o extractos de cianobacterias) y se analizaron a través del bioensayo utilizando diferentes concentraciones de extracto. Se contabilizó la muerte de *Artemia* a las 48 horas, utilizando un microscopio estereoscópico Olympus 52X7. Los cultivos de *Artemia* se realizaron en matraces estériles con medio salino, a partir de quistes comerciales (hidratados) y con aireación (a baja intensidad, con una bomba de pecera). La extracción de toxinas y metabolitos secundarios se realizó conforme al procedimiento de extracción de clorofila “a” de la Asociación de Salud Pública Americana- Standard Methods for the examination of water and wastewater, 18ª Ed. (Modificado de acuerdo con Wetzel y Likens, 1991). Para extraer los concentrados, se trituraron las células utilizando un homogenizador y acetona al 90%.

### 7.3. Análisis estadístico

Para contrastar las variables ambientales con adaptaciones estructurales y fisiológicas de las muestras se realizó un análisis de ascendencia jerárquica realizando tomando los caracteres ambientales generales de cada sitio (elevación, temperatura, conductividad ( $K_{25}$ ), oxígeno disuelto (OD), nitrógeno inorgánico disuelto (NID) y fósforo reactivo soluble (FRS).

Para analizar las variables ambientales, conformadas por los parámetros físicos y químicos (OD, T,  $K_{25}$ , FRS y NID) se realizó la estadística descriptiva de cada variable (Promedio, Varianza, Mediana, Desviación estándar, etc.), y después se obtuvo el coeficiente de variación el cual fue utilizado para refinar el número de variables utilizadas en el proceso estadístico. Se realizó una prueba de Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) para evidenciar las variables que representan en mayor impacto y variación dentro de los parámetros medidos. Posteriormente la exploración estadística parte de un análisis de ordenación, por lo que también se realizó un análisis de componentes principales (PCA) utilizando los parámetros físicos y químicos de todos los sitios colectados, para agrupar aquellos sitios con características similares y respuestas a variables ambientales, se realizó utilizando el paquete estadístico PAST3. (Hammer *et al.*, 2013)

Con los datos morfológicos se realizaron Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) utilizando también variables ambientales para encontrar agrupaciones de datos que relacionaran datos ambientales o sitios con los rasgos morfológicos de respuesta de las cianobacterias. También se realizaron pruebas de Cluster, Análisis de Kruskal Wallis y se elaboraron gráficas de Boxplot con desviación estándar para separar las diferentes poblaciones encontradas. Se realizó una prueba de correlación lineal de Pearson entre las variables ambientales y los rasgos morfológicos de cada población. La exploración estadística se realizó utilizando el paquete estadístico PAST 3 (Hammer *et al.*, 2013)

## 8. Resultados

### 8.1 Caracterización ambiental

Los 20 ríos estudiados fueron caudales permanentes y representan sitios de una región subtropical ubicada entre los 17-23° LN y los 97-103° LO y altitud entre los 118 y los 3,339 m (Tabla 1). El análisis de ascendencia jerárquica (Fig. 2) mostró dos grupos de sitios; el primero con los ríos de región montañosa (2,733-3,921 msnm), sustrato basáltico y agua templada (5.2-13.3 °C), que se presentan en la Cuenca de México y Cuenca del río Balsas. El segundo grupo estuvo integrado por la región de planicie (118-443 msnm), sustrato calcáreo y agua cálida (24.2-31.3 °C), ubicados en la Cuenca del Río Tamuín. Un segundo nivel de agrupación se reconoció en ambas regiones (Fig. 2), en la región silíceo los sitios se dividieron en dos grupos, uno compuesto por los ríos con un mayor concentración de OD (91-100 mg L<sup>-1</sup>) y FRS (0.630-1.350 mg L<sup>-1</sup>) compuesto por los sitios Agua Blanca, Arroyo Monarca, Monte Alegre, y Segundo Dinamo. El segundo grupo presentó contenido intermedio de OD (6.53-105.4 mg L<sup>-1</sup>), baja concentración de FRS (0.225-0.510 mg L<sup>-1</sup>) y baja K<sub>25</sub> (37.9-106 mg L<sup>-1</sup>), conformado por los sitios: Nacimiento Presa Iturbide, Camino, Paraíso, Escuela Ambiental, San Miguel, Canal, Iturbide y Cascada El Negro. Los ríos carbonatados también se dividieron en dos categorías, los de menor concentración de FRS (0.030-0.070 mg L<sup>-1</sup>) y NID (0.006-0.253 mg L<sup>-1</sup>), integrado por Tambaque y El Meco, y la de mayor concentración de nutrientes FRS (0.120-600 mg L<sup>-1</sup>) y NID (600-1055 mg L<sup>-1</sup>) conformado por: Confluencia, Micos, Minas Viejas y El Salto.

**Tabla 1. Características físicas y químicas de los sitios de colecta en la región central de México.**

Sitio	Fecha	Cuenca	Elevación (msnm)	T (°C)	K <sub>25</sub> (uS cm-1)	OD (mg L-1)	FRS (mg L-1)	NO <sub>2</sub> (mg L-1)	NO <sub>3</sub> (mg L-1)	NH <sub>4</sub> (mg L-1)	NID (mg L-1)
Agua Blanca	28/03/2017	Amacuzac	3921	10.2	87.8	91.0	1.350	0.002	0.006	0.075	0.083
Arroyo Monarca	29/03/2017	Balsas	2889	13.3	87.8	94.3	1.350	0.011	0.030	0.060	0.101
Monte Alegre	14/09/2017	México	3350	9.7	47.1	100	0.90	0.007	0.020	0.040	0.067
Segundo Dinamo	15/02/2017	México	2831	9.7	90.4	97.0	0.630	0.002	0.020	0.070	0.092
Segundo Dinamo	15/02/2017	México	2775	8.9	9.7	97.1	0.290	0.002	0.026	0.070	0.098
San Miguel	21/02/2019	México	3310	9.65	57.3	105.4	0.225	0.004	0.030	0.025	0.059
San Miguel	15/12/2018	México	3310	10.3	41.4	6.53	0.290	0.003	0.010	0.020	0.033
Camino	15/12/2018	México	2840	9.5	57.7	8.09	0.260	0.003	0.020	0.110	0.132
Escuela ambiental	16/12/2018	México	2702	5.2	106	9.21	0.260	0.002	0.13	0.145	0.276
Canal	27/11/2018	México	2915	9	96	8.2	0.510	0.002	0.010	0.020	0.031
Cascada El Negro	27/11/2018	México	3094	6.5	45	8.76	0.385	0.001	0.010	0.045	0.060
Iturbide	18/12/2018	México	3205	9.5	58.3	7.87	0.445	0.001	0.025	0.010	0.040
Paraíso	12/12/2018	México	2703	9.9	40	8.07	0.250	0.001	0.030	0.070	0.100
N. P. Iturbide	12/12/2018	México	3339	9.3	37.9	7.64	0.395	0.003	0.010	0.080	0.092
Confluencia	23/05/2018	Tamuín	342	31.3	1054	5.53	0.600	0.024	0.450	0.130	0.604
Meco	22/05/2018	Tamuín	318	25.6	1215	6.13	0.070	0.003	0.250	0.001	0.253
Micos	5/21/2018	Tamuín	118	28.5	1210	8	0.130	0.005	1.050	0.001	1.055
Minas viejas	22/05/2018	Tampaón	443	24.3	450	6.3	0.210	0.005	0.600	0.37	0.975
El Salto	22/05/2018	Tampaón	406	26.7	1180	8.64	0.120	0.004	0.700	0.001	0.704
Tambaque	23/05/2018	Tampaón	395	24.2	1433	7.2	0.030	0.006	0.001	0.001	0.006

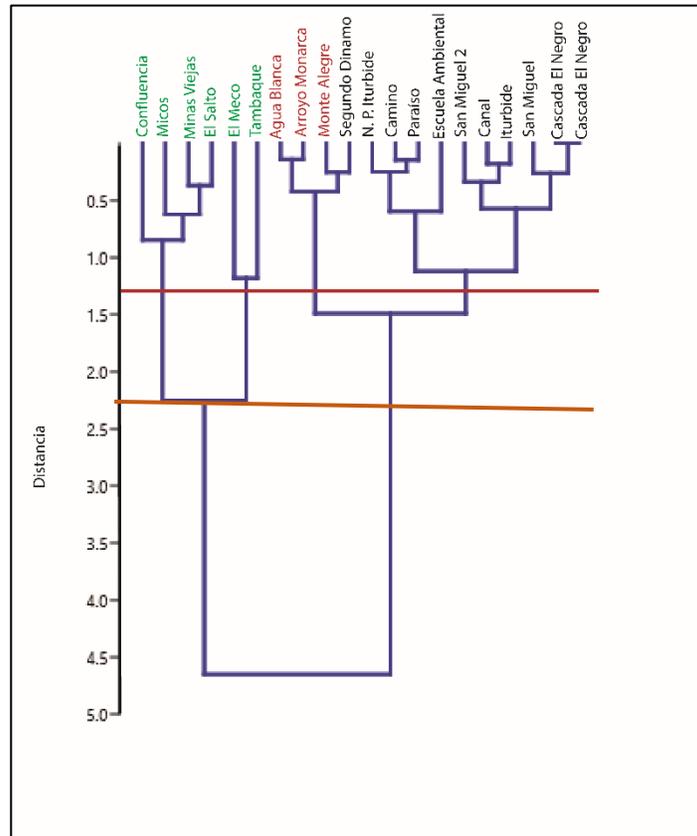


Fig. 2. Análisis de ascendencia jerárquica con las variables ambientales de los ríos colectados con cianobacterias bentónicas de la región central de México.

El análisis de componentes principales caracterizó el 98% de la variación en los primeros 3 componentes (Fig. 3). El primer componente explicó el 53 % de la variación y se encontró un mayor coeficiente de correlación positiva con la  $K_{25}$  (0.69) y NID 0.38 y negativa con el OD (-0.427). Los sitios que presentaron la mayor correlación positiva con este componente fueron Confluencia, El Meco, Micos, Minas Viejas y El Salto; así como una correlación negativa en Agua Blanca, Arroyo Monarca, Segundo Dinamo 2 y Monte Alegre. La variación del componente dos (21 %) se explica principalmente por el OD (0.42), NID (0.81) y FRS (0.404). El sitio con mayor representatividad positiva con este componente fue Arroyo Monarca, mientras que San Miguel, Camino y Tambaque fueron los sitios con mayor representatividad negativa. El componente tres se correlacionó con el OD (0.65) y la  $K_{25}$  (0.54). Los sitios con correlaciones positivas del tercer componente fueron: Segundo Dinamo, San Miguel y Tambaque, mientras que Paraíso y Nacimiento Presa Iturbide se correlacionaron de manera negativa.

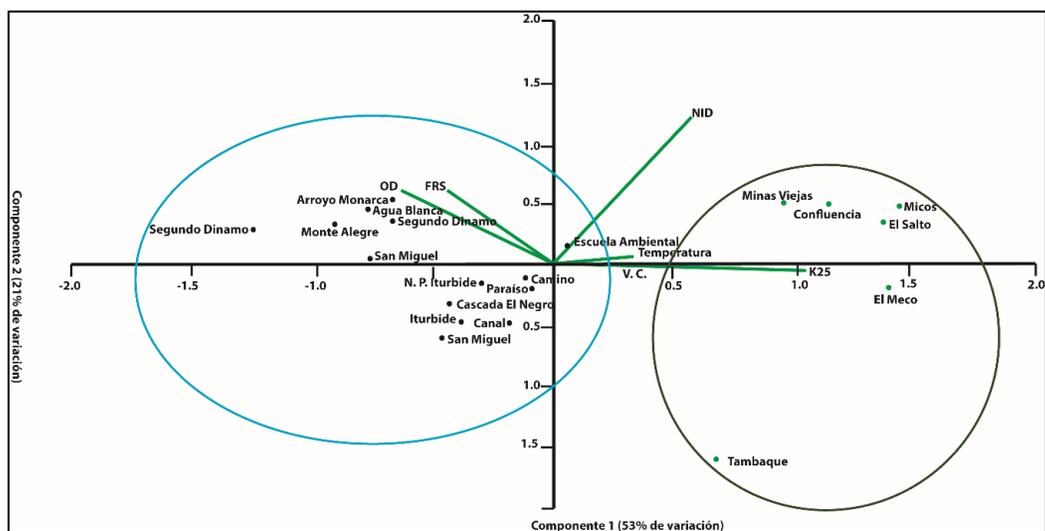


Fig. 3. Análisis de componentes principales con las variables ambientales de los ríos colectados con cianobacterias bentónicas de la región central de México.

Tabla 2. Análisis de componentes principales con las variables ambientales de los ríos colectados con cianobacterias bentónicas de la región central de México.

Parámetros FQ	PC 1	PC 2	PC 3
T	0.22568	0.041939	0.18573
K <sub>25</sub>	0.69877	-0.027847	0.54961
OD	-0.42713	0.42041	0.65115
NID	0.38186	0.81078	-0.26709
FRS	-0.29788	0.40418	-0.12128
V. C.	0.20929	0.0016948	-0.39165
Sitios	PC 1	PC 2	PC 3
Agua Blanca	-0.77807	0.46458	0.46822
Arroyo Monarca	-0.66321	0.54555	0.35896
Monte Alegre	-0.9099	0.34236	0.2702
Segundo Dinamo 1	-0.67048	0.37745	0.51726
Segundo Dinamo 2	-1.2465	0.28915	0.010722
San Miguel 1	-0.76494	0.060856	0.53749
San Miguel 2	-0.47059	-0.60188	-0.26747
Camino	-0.10985	-0.097447	-0.40756
Escuela ambiental	0.050593	0.16641	-0.24177
Canal	-0.18871	-0.4889	-0.3423
Cascada Negro	-0.43086	-0.32117	-0.39579
Iturbide	-0.38737	-0.4671	-0.29017
Paraíso	-0.093619	-0.19387	-0.7636
N. P. Iturbide	-0.30572	-0.15603	-0.57509

Confluencia	1.1394	0.50092	-0.01453
Meco	1.3926	-0.16825	0.030915
Micos	1.4348	0.49321	0.054777
Minas viejas	0.94754	0.51393	-0.01462
Tambaque	0.68136	-1.6099	0.99227
El Salto	1.3735	0.35009	0.072077

## 8.2 Variación morfológica y caracterización del microambiente

Se analizaron 31 poblaciones de cianobacterias pertenecientes a los órdenes Chroococcales, Oscillatoriales y Nostocales distribuidas en 18 sitios de la Cuenca de México y la Cuenca del Río Tapaón (Tabla 1). Se identificaron 11 morfoespecies, siendo *Nostoc* spp la más abundante (11 sitios), seguida por *Phormidium* spp (7 sitios) y *Placoma regulare* (5 sitios). En promedio se encontraron uno o dos crecimientos por sitio, sin embargo hubo sitios como Tambaque y Segundo Dinamo donde se encontraron cinco y tres poblaciones respectivamente. La cobertura porcentual fue muy variada, el valor máximo fue de 100% en *Placoma*-Cascada El Negro, mientras que la menor cobertura fue del 1% para *Coleodesmium*-El Salto.

Los géneros compartidos entre cuencas fueron: *Placoma* (Cuenca de México y Cuenca del Río Balsas), *Nostoc* (Cuenca del Río Balsas, Cuenca de México y la Cuenca del Río Tapaón), y los exclusivos: *Oscillatoria*, *Blennothrix*, *Tolypothrix*, *Calothrix*, y *Microcoleus* (Cuenca del Río Tapaón) y *Phormidium* (Cuenca de México).

Debido a el enfoque comparativo de este estudio, solamente se incluyen en el análisis aquellas poblaciones de cianobacterias que se encontraron en más de un sitio, y de las cuales se cuenta con una taxonomía por lo menos parcialmente resuelta. Por ello las poblaciones de *Oscillatoria*, *Blennothrix*, *Tolypothrix*, *Calothrix*, y *Microcoleus* no fueron analizadas más allá del muestreo y la identificación a nivel de género.

Tabla 3. Características morfológicas y fisiológicas de las cianobacterias en los ríos de la región central de México. Las cifras representan el promedio, el valor mínimo y el valor máximo de los rasgos.

Sitio	Alga	Forma de Crecimiento	Nivel de organización	Promedio (Largo Celular) (µm)	Promedio (Ancho Celular) (µm)	Mínimo (Largo Celular) (µm)	Mínimo (Ancho Celular) (µm)	Máximo (Largo Celular) (µm)	Máximo (Ancho Celular) (µm)	Promedio tamaño talo (cm)	Diámetro Heterocitos Promedio (µm)	Gránulos de polifosfato (Promedio por célula)	Contenido de Clorofila (mg/L)	Dosis letal media
Agua Blanca Arroyo Monarc	<b>Placoma</b>	Colonia mucilagiosa	Colonial hueca	3.41	2.23	1.93	0.85	5.28	3.75	1.59	0.00	0.00	0.21	-
Monte Alegre Segundo Dinamo Segundo Dinamo Segundo Dinamo	<b>Placoma</b>	Colonia mucilagiosa	Colonial hueca	4.13	2.65	2.34	1.01	6.40	4.46	1.70	0.00	0.00	0.19	314.58
Monte Alegre Segundo Dinamo	<b>Nostoc</b>	Colonia mucilagiosa	Colonial compacta	3.29	2.67	1.88	1.41	5.68	5.35	1.36	5.39	1.19	0.26	23820.00
Segundo Dinamo	<b>Placoma</b>	Colonia mucilagiosa	Colonial hueca	4.65	2.59	2.63	0.99	7.20	4.36	1.88	0.00	0.00	0.20	-
Segundo Dinamo	<b>Nostoc</b>	Colonia mucilagiosa	Colonial compacta	2.52	3.21	1.44	1.80	4.02	40.87	2.16	4.40	1.13	0.36	88.09
Segundo Dinamo	<b>Phormidium</b>	Filamento filiforme	Filamento uniseriado	3.18	2.59	1.20	1.66	4.95	4.18	2.64	0.00	0.24	0.10	-
San Miguel	<b>Phormidium I</b>	Filamento filiforme	Filamento uniseriado	3.25	2.65	1.23	1.70	5.06	4.27	2.80	0.00	0.35	0.19	-
San Miguel	<b>Nostoc</b>	Colonia mucilagiosa	Colonial compacta	3.27	2.68	1.40	1.56	5.00	3.56	1.37	4.26	1.20	0.35	40.27
Camino	<b>Phormidium II</b>	Filamento filiforme	Filamento uniseriado	3.21	2.59	1.21	1.65	5.00	4.17	2.87	0.00	0.79	0.10	-
Camino Escuela ambiental	<b>Nostoc</b>	Colonia mucilagiosa	Colonial compacta	2.55	2.59	1.46	1.80	4.08	3.55	2.74	0.00	1.18	0.30	206.20
Camino Escuela ambiental	<b>Nostoc</b>	Colonia mucilagiosa	Colonial compacta	2.57	3.52	1.51	1.93	3.56	43.94	1.79	0.00	1.54	0.34	56.30

Canal Cascada Negro	<b>Nostoc</b>	Colonia mucilagiosa	Colonial hueca	2.61	3.29	1.49	1.84	4.17	41.78	3.93	0.00	1.24	0.04	7040.00
Cascada Negro	<b>Placoma</b>	Colonia mucilagiosa	Colonial hueca Filamen	4.64	2.60	2.63	0.99	7.19	4.37	1.81	0.00	0.11	0.24	260.60
Cascada Negro	<b>Phormidium</b>	Filamento filiforme	to uniseriado	3.21	2.59	1.21	1.65	5.00	4.17	2.76	0.00	0.82	0.13	
Iturbide	<b>Nostoc</b>	Colonia mucilagiosa	Colonial compacta	2.70	3.46	1.54	1.94	4.31	4.04	4.84	5.14	1.23	0.38	152.02
Iturbide	<b>Nostoc oreja</b>	Colonia mucilagiosa	Colonial compacta	2.57	3.49	1.76	2.03	3.75	4.19	4.33	0.41	1.00	0.29	19500.00
Paraíso	<b>Nostoc</b>	Colonia mucilagiosa	Colonial compacta	2.52	2.61	1.44	1.80	4.02	4.87	2.92	4.50	1.23	0.39	525.40
Paraíso	<b>Placoma</b>	Colonia mucilagiosa	Colonial hueca	4.36	2.44	2.47	0.93	6.76	4.10	2.38	0.00	0.23	0.27	47.50
N. P. Iturbide	<b>Nostoc</b>	Colonia mucilagiosa	Colonial compacta	2.57	3.49	1.76	2.03	3.75	4.19	1.76	0.00	1.12	0.36	2296.50
Meco	<b>Blennothrix</b>	Filamento filiforme	to uniseriado Filamen	1.95	24.32	0.79	21.14	10.31	25.23	5.78	0.00	3.23	0.47	-
Tambaque	<b>Blennothrix</b>	Filamento filiforme	to uniseriado	6.54	39.37	2.89	33.54	13.43	44.52	2.34	0.00	3.13	0.21	62.60
Tambaque	<b>Nostoc</b>	Colonia mucilagiosa	Colonial compacta	4.60	4.79	3.17	4.05	7.11	6.09	1.60	4.50	1.22	0.34	2388.50

Las características microambientales fueron muy diversas entre las 31 poblaciones analizadas (Tabla 4), con una velocidad de corriente entre 0.1-1.6 m s<sup>-1</sup> y profundidades entre 0.1 y 33 cm. Las poblaciones que se registraron a mayor velocidad fueron *Nostoc* (Tambaque), *Microcoleus* (Tambaque) y *Blennothrix* (El Meco). En general, se registraron en zonas someras del río, donde la mayor profundidad (33 cm) se registró en Tambaque con *Calothrix*. La cobertura porcentual varió entre 1-100% , las poblaciones con mayor cobertura fueron *Placoma* (Cascada El Negro), *Microcoleus* (Tambaque) y *Nostoc* (Tambaque), y las que tuvieron menor cobertura fueron *Placoma* (Paraíso), *Phormidium* (Micos), *Blennothrix* (Tambaque) y *Coleodesmium* (El Salto).

Tabla 4. Cobertura porcentual y características microambientales de las poblaciones de cianobacterias en ríos de la región central de México.

Fecha	Alga	Sitio	Velocidad de Corriente (m/s)	Profundidad (cm)	Porcentaje de cobertura (%)
28/03/2017	<b>Placoma</b>	Agua Blanca	0.1	5	80
29/03/2017	<b>Placoma</b>	Arroyo Monarca	0.2	4	60
14/09/2017	<b>Nostoc</b>	Monte Alegre	0.6	3	45
15/02/2017	<b>Placoma</b>	Segundo Dinamo	0.1	2	50
15/02/2017	<b>Nostoc</b>	Segundo Dinamo	0.1	0.5	40
15/02/2017	<b>Phormidium</b>	Segundo Dinamo	0.2	3	45
21/02/2019	<b>Phormidium I</b>	San Miguel	0.1	0.1	85
15/12/2018	<b>Nostoc</b>	San Miguel	0.1	1	15
15/12/2018	<b>Phormidium II</b>	Camino	0.2	5	30
15/12/2018	<b>Nostoc</b>	Camino	0.1	3	25
16/12/2018	<b>Nostoc</b>	Escuela ambiental	0.1	1	30
27/11/2018	<b>Nostoc</b>	Canal	0.6	2	10

27/11/2018	<b>Placoma</b>	Cascada El Negro	0.2	1	100
27/11/2018	<b>Phormidium</b>	Cascada El Negro	0.1	0.1	20
18/12/2018	<b>Nostoc</b>	Iturbide	0.2	5	10
18/12/2018	<b>Nostoc oreja</b>	Iturbide	0.2	7	10
12/12/2018	<b>Nostoc</b>	Paraíso	1.2	5	25
12/12/2018	<b>Placoma</b>	Paraíso	0.3	12	5
12/12/2018	<b>Nostoc</b>	N. P. Iturbide	0.3	10	30
23/05/2018	<b>Oscillatoria</b>	Confluencia	0.3	5	20
22/05/2018	<b>Blennothrix</b>	El Meco	1.1	5.7	50
22/05/2018	<b>Phormidium</b>	El Meco	0.1	1.4	10
5/21/2018	<b>Phormidium</b>	Micos	0.5	31.8	10
5/21/2018	<b>Phormidium cascada</b>	Micos	0.2	25.6	5
22/05/2018	<b>Tolypothrix</b>	Minas viejas	0.1	0.1	40
23/05/2018	<b>Blennothrix</b>	Tambaque	0.1	12.6	5
23/05/2018	<b>Microcoleus</b>	Tambaque	1.2	13	100
23/05/2018	<b>Nostoc</b>	Tambaque	1.6	0.2	95
23/05/2018	<b>Homoeothrix</b>	Tambaque	0.3	33	80
23/05/2018	<b>Calothrix</b>	Tambaque	0.3	33	80
22/05/2018	<b>Coleodesmium</b>	El Salto	0.6	2	1

### 8.3 Caracterización de las poblaciones de *Placoma*

El Análisis de Correspondencia Canónica realizado con *Placoma* distribuyó las variables ambientales y los rasgos morfológicos en dos grupos principales. El primer grupo estuvo caracterizado por sitios con un contenido medio de FRS y contenidos bajos de NID, OD y  $K_{25}$  como lo son Agua Blanca y Cascada El Negro y abarca el 96% de la variación de los datos. En estos sitios los rasgos morfológicos y funcionales característicos fueron un porcentaje de cobertura elevado, contenido alto de gránulos de polifosfato y medidas celulares reducidas. El segundo grupo se define por sitios como el Segundo Dinamo con bajo contenido de NID, OD,  $K_{25}$  y FRS. Los rasgos morfológicos y funcionales que definen este grupo fueron un largo celular (promedio, mínimo y máximo) elevado, un tamaño de talo menor al resto y aumento en el contenido de gránulos de polifosfato.

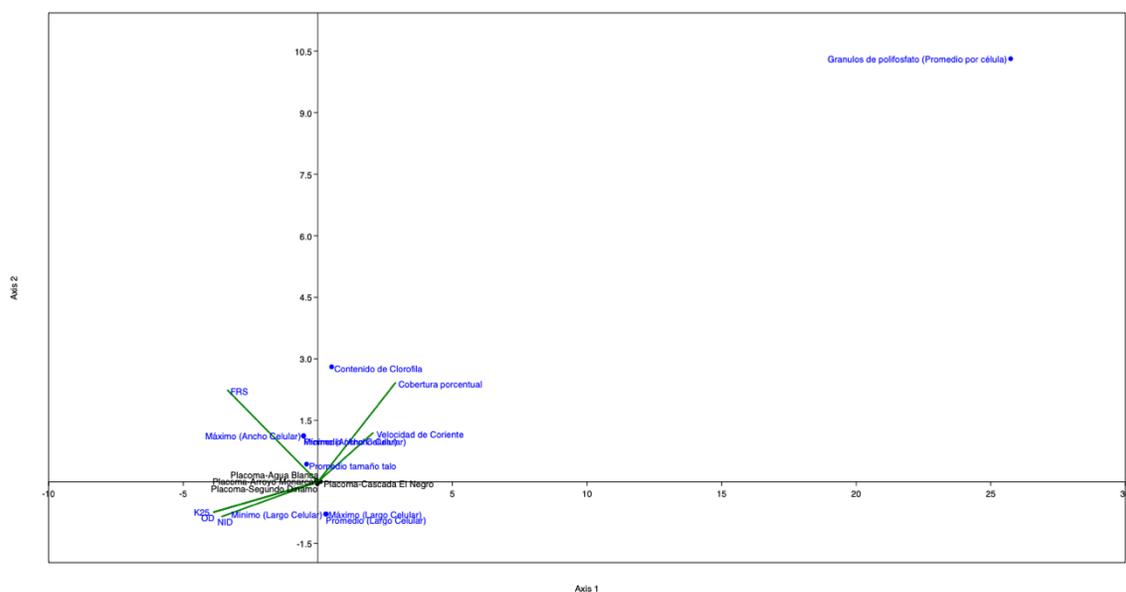


Fig 4. Representación gráfica del Análisis de Correspondencia Canónica para los rasgos morfológicos de las poblaciones de *Placoma* provenientes de la región central de México y sus correspondientes variables ambientales.

Tabla 5. Resultados del Análisis de Correspondencia Canónica entre los parámetros ambientales de los sitios con poblaciones de *Placoma* y los caracteres morfológicos en ríos de la región central de México.

<u>Resultados</u>	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Caracteres morfológicos			
Cobertura porcentual	0.0713377	-0.00111919	-0.00037892
Promedio (Largo Celular)	-0.237746	0.0288015	-0.00723094
Promedio (Ancho Celular)	-0.217063	-0.0369351	0.0218751
Mínimo (Largo Celular)	-0.237707	0.0287652	-0.00717675
Mínimo (Ancho Celular)	-0.217293	-0.036838	0.022067
Máximo (Largo Celular)	-0.237731	0.0287539	-0.00718648
Máximo (Ancho Celular)	-0.217108	-0.0369548	0.0218793
Promedio tamaño talo	-0.21689	-0.0238213	-0.0273233
Diámetro Heterocitos Promedio	-0.179587	-0.0753974	-0.0174455
Granulos de polifosfato (Promedio por célula)	0.746614	1.12989	0.236683
Contenido de Clorofila	-0.120629	-0.0109507	-0.0290952
Taxa			
Placoma-Agua Blanca	0.813283	-1.21821	-0.834375
Placoma-Arroyo Monarca	-0.681517	-0.737049	1.61174
Placoma-Segundo Dinamo	-1.64772	0.472291	-1.09463
Placoma-Cascada El Negro	0.790671	1.17816	0.24683
Parámetros FQ			
K <sub>25</sub>	-0.575155	-0.726269	-0.174759
OD	-0.586446	-0.725009	-0.144567
NID	-0.690988	-0.637637	0.173919
FRS	0.0658026	-0.981634	0.283515

Tabla 6. Eigenvalores del Análisis de Correspondencia Canónica para *Placoma*.

Axis	Eigenvalue	%
1	0.01652	95.93
2	0.00062232	3.614
3	7.85E-05	0.456

En el caso de las poblaciones de *Placoma*, la temperatura tuvo una correlación inversamente proporcional con el contenido de clorofila. La  $K_{25}$  y el OD estuvieron correlacionados negativamente con el tamaño de talo, el contenido de gránulos de polifosfato y el contenido de clorofila. El FRS estuvo correlacionado negativamente con el largo celular y el contenido de clorofila, y positivamente con el tamaño de talo y el contenido de gránulos de polifosfato.

Tabla 7. Resultados de la prueba de correlación de Pearson para las poblaciones de *Placoma* y los parámetros ambientales en ríos de la región central de México.

Rasgo/Variable ambiental	T	$K_{25}$	OD	NID	FRS
Largo Celular	-	-	-	-	-0.76
Ancho Celular	-	-	-	-	-
Largo Celular (Min)	-	-	-	-	-0.76
Ancho Celular (Min)	-	-	-	-	-
Largo Celular (Max)	-	-	-	-	-0.76
Largo Celular (Max)	-	-	-	-	-
Tamaño Talo	-	-0.70	-0.66	-	0.78
Dosis Letal Media	-	-	-	-	-
Gránulos de Polifosfato	-	-0.94	-0.91	-	0.79
Contenido de Clorofila	-0.57	-0.96	-0.95	-	-0.83

En el caso de las variables microambientales, el porcentaje de cobertura estuvo relacionado negativamente con el tamaño de talo y con el número de gránulos de polifosfato. La velocidad de corriente y la profundidad se correlacionaron positivamente con el tamaño de talo, el contenido de gránulos de polifosfato y el contenido de clorofila.

Tabla 8. Resultados de la prueba de correlación de Pearson para *Placoma* y las variables micro ambientales en ríos de la región central de México.

Rasgo/Variable ambiental	% de cobertura	Velocidad de Corriente	Profundidad
Largo Celular	-	-	-
Ancho Celular	-	-	-
Largo Celular (Min)	-	-	-
Ancho Celular (Min)	-	-	-
Largo Celular (Max)	-	-	-
Largo Celular (Max)	-	-	-
Tamaño Talo	-0.82	0.78	0.75
Dosis Letal Media	-	-	-
Gránulos de Polifosfato	-0.53	0.87	0.70
Contenido de Clorofila	-	0.76	0.58

En las poblaciones de *Placoma*, el análisis de Kruskal-Wallis mostró una diferencia significativa entre las medias de las muestras, tanto para el largo y ancho como para el tamaño del talo. La prueba de Mann-Whitney mostró diferencias significativas entre *Placoma* de Agua Blanca y todas las demás poblaciones de *Placoma* por lo que se considera como el grupo A, mientras que las muestras de Arroyo Monarca, Segundo Dinamo y Cascada El Negro se consideran como el grupo B. Sin embargo, las preferencias ambientales y microambientales de todas las poblaciones de *Placoma* son similares entre sí, es decir, comparten preferencia por una altitud mayor a los 2,800 m, temperatura templada (6.5-13.3 °C),  $K_{25}$  con valores bajos (40-87.8  $\mu\text{S cm}^{-1}$ ), profundidad menor a los 12 cm y velocidad de corriente menor a los 0.5  $\text{m s}^{-1}$ , además de que sus valores máximos y mínimos de mediciones celulares se traslapan con todas las otras poblaciones. Es por ello que todas las poblaciones de *Placoma* se consideran como una sola especie, a reserva de su confirmación con un futuro análisis molecular. *Placoma regulare* fue descrito por León-Tejera et al., 2003 en ríos de la cuenca de México y en general corresponde a la descripción original realizada por Broady e Ingerfield (1991). Sin embargo, nuestro material presentó talos de talla el doble de tamaño en relación a lo descrito previamente. Por tal razón la especie quedó definida como *Placoma* aff. *regulare*.

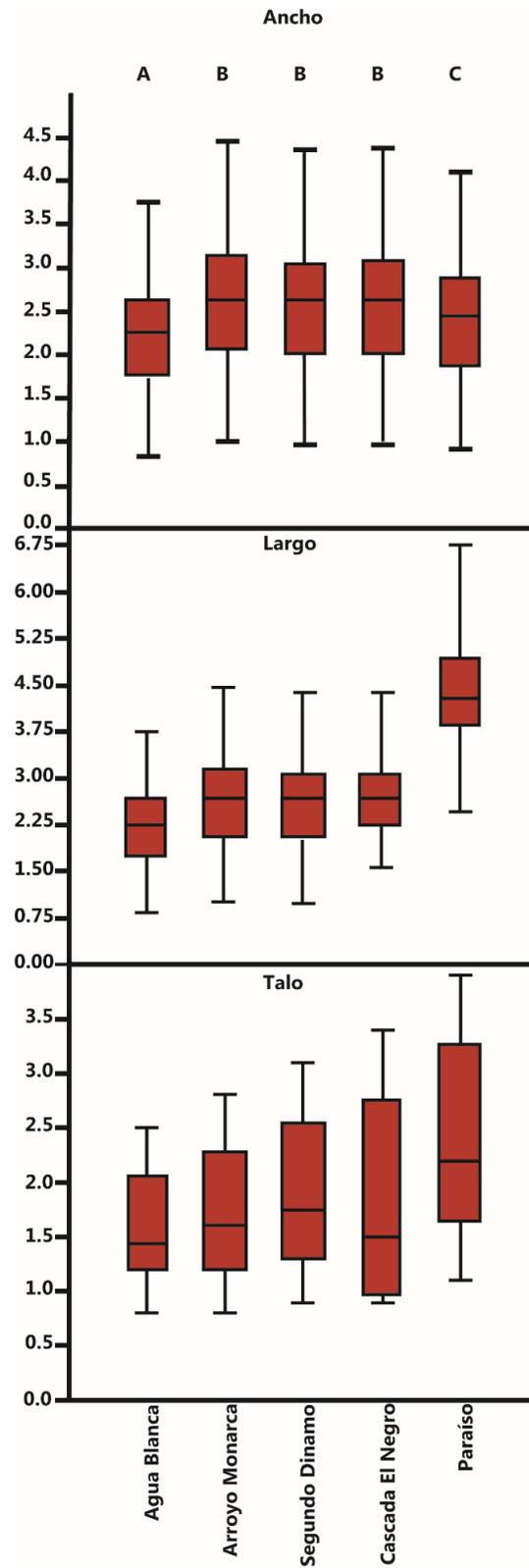


Fig 5. Representación gráfica del Análisis de Kruskal-Wallis elaborada con los rasgos morfológicos de las poblaciones de *Placoma* provenientes de la región central de México.

Las poblaciones de *Placoma* que se encontraron en este trabajo se caracterizan a continuación: Colonia mucilaginosa hueca, color café oscuro, a veces con tonos violeta, células con longitud de 1.94-7.2  $\mu\text{m}$ , ancho de 0.84-4.6  $\mu\text{m}$ , tamaño de colonia 0.9-3.4 mm, puede contener 1-2 gránulos de polifosfato. Hábitat epilítico, se encuentra en ríos de montaña silíceos, en profundidades menores a los 5 cm, con velocidades de corriente de 0.1-0.2  $\text{m/s}^2$  y por lo general en crecimientos con coberturas de 50-100%; temperatura del agua 6.5-13.3  $^{\circ}\text{C}$ ,  $K_{25}$  de 45-90.3  $\text{uS cm}^{-1}$ , OD de 8.8-97  $\text{mg L}^{-1}$ , NID de 0.06-0.1  $\text{mg L}^{-1}$  y FRS de 0.38-1.35  $\text{mg L}^{-1}$ .

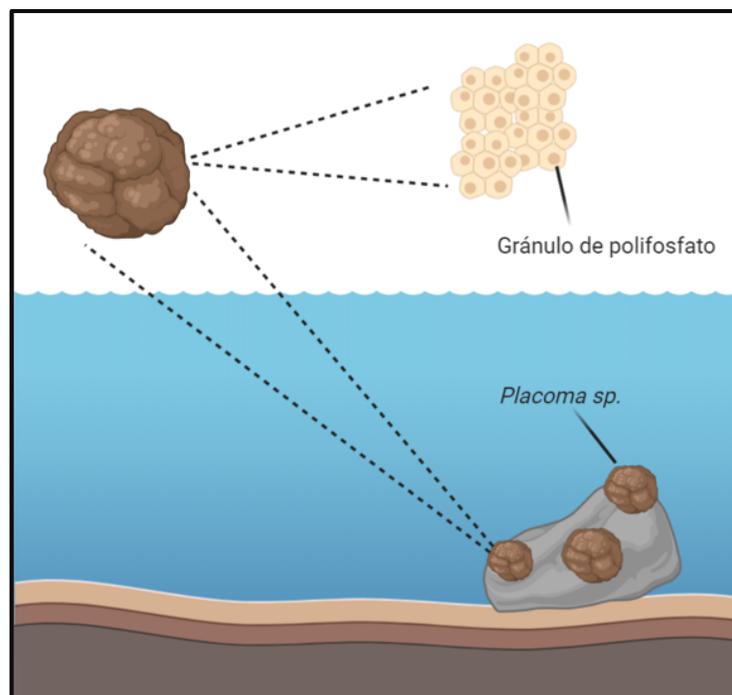
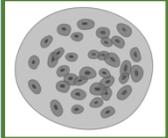
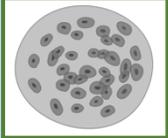
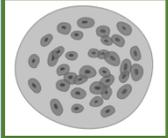
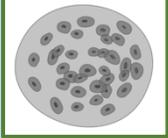
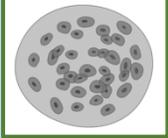


Fig. 6. Hábito de *Placoma* sp., forma de vida y acercamiento a la forma celular, así como los gránulos de polifosfato.

**Tabla 9. Resumen de rasgos de *Placoma* en ríos de la región central de México.**

Especie	Sitio/Región	Forma de crecimiento	Talla	Velocidad de Corriente	Luz	NID	FRS	Heterocitos	Gránulos Poli-p	DL-50
Placoma	Agua Blanca/Cuenca del Río Balsas	Colonia mucilaginosa 	1.59	0.1	-	0.083	1.35	0	0	-
Placoma	Arroyo Monarca/Cuenca del Río Balsas	Colonia mucilaginosa 	1.7	0.2	-	0.101	1.35	0	0	314.58
Placoma	Segundo Dinamo/Cuenca de México	Colonia mucilaginosa 	1.88	0.1	sombreado	0.092	0.63	0	0	-
Placoma	Cascada El Negro/ Cuenca de México	Colonia mucilaginosa 	1.81	0.2	sombreado	0.06	0.385	0	0.11	260.6
Placoma	Paraíso/Cuenca de México	Colonia mucilaginosa 	2.38	0.3	sombreado	0.1	0.25	0	0.23	47.5

*Placoma* aff. *regulare* Broady e Ingerfield

Descripción: Colonias púrpuras verde-azuladas, las colonias jóvenes miden hasta 0.1 mm de diámetro, sólidas, se desarrollan en colonias maduras de hasta 10 mm de diámetro.

Consisten de una hoja membranosa doblada de forma cerebriforme con un saco hueco.

Células cuboides, esféricas o elipsoides. Las células externas de la colonia miden desde 1.5  $\mu\text{m}$  y las internas hasta 30  $\mu\text{m}$  de diámetro. Hábito epilítico y epifítico, colectadas en ríos de primer orden con regímenes normales de flujo y hasta 2 m de ancho con pocos centímetros de profundidad.



Figura 7. Crecimiento *in situ* de *Placoma regulare* en ríos de la región central de México.

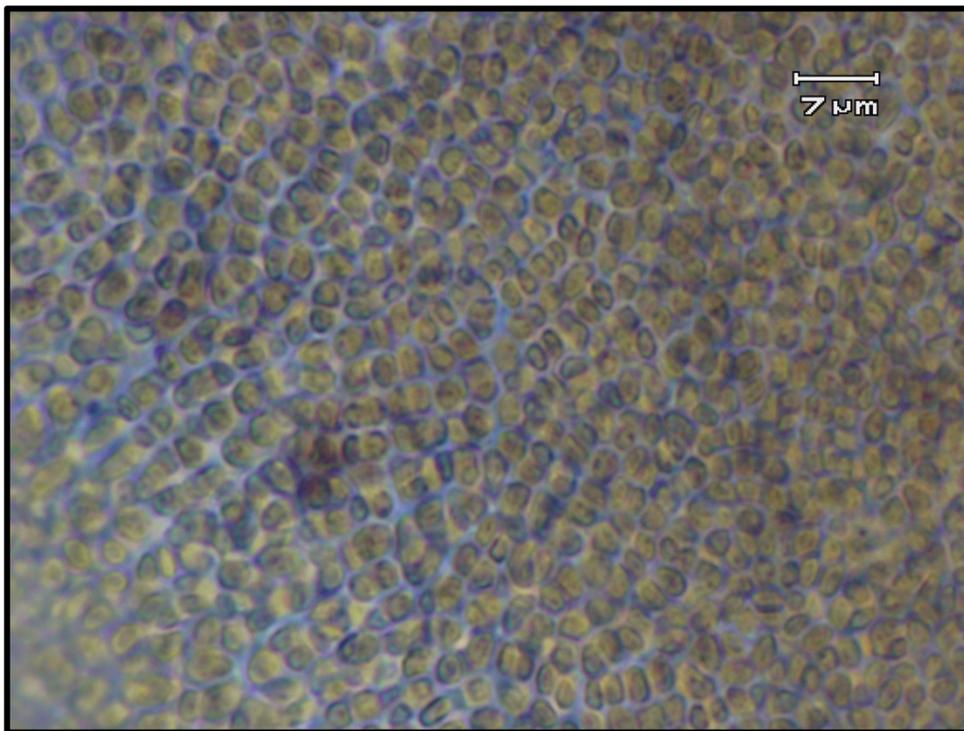


Figura 8. Observación al microscopio óptico (40X) de un corte de una colonia de *Placoma regulare*.

#### **8.4 Caracterización de las poblaciones de *Nostoc* (*sensu lato*).**

El ACC realizado con las poblaciones de *Nostoc* reveló tres agrupaciones. El primero de estos grupos alberga el 85% de la variación de los datos y se caracteriza por sitios como el Segundo Dinamo, Monte Alegre y Tambaque que cuentan con alta  $K_{25}$  y OD y una concentración intermedia de NID. Estos sitios y condiciones estuvieron relacionados con rasgos como un elevado porcentaje de cobertura, largo celular promedio menor, ancho mínimo y máximo menor y una disminución en el promedio del tamaño del talo, el contenido de clorofila y el contenido de gránulos de polifosfato. El segundo grupo, el cual alberga el 13.5% de la variación de los datos se conforma por sitios como Iturbide, San Miguel y Monte Alegre con un contenido intermedio de OD y FRS, así como un contenido bajo de NID. Estos sitios se correlacionaron con un aumento en el diámetro de los heterocitos y el decremento en el ancho y largo celular, el contenido de gránulos de polifosfato y el contenido de clorofila. Finalmente, el tercer grupo que alberga el 1.4% de la variación de los datos se caracteriza por sitios como Escuela Ambiental y Paraíso, en los cuales se encontró un contenido medio a alto de OD, un contenido alto de NID y baja  $K_{25}$ . Estas características ambientales se correlacionaron con un aumento en el ancho celular (promedio y máximo), el contenido de gránulos de polifosfato y el contenido de clorofila.

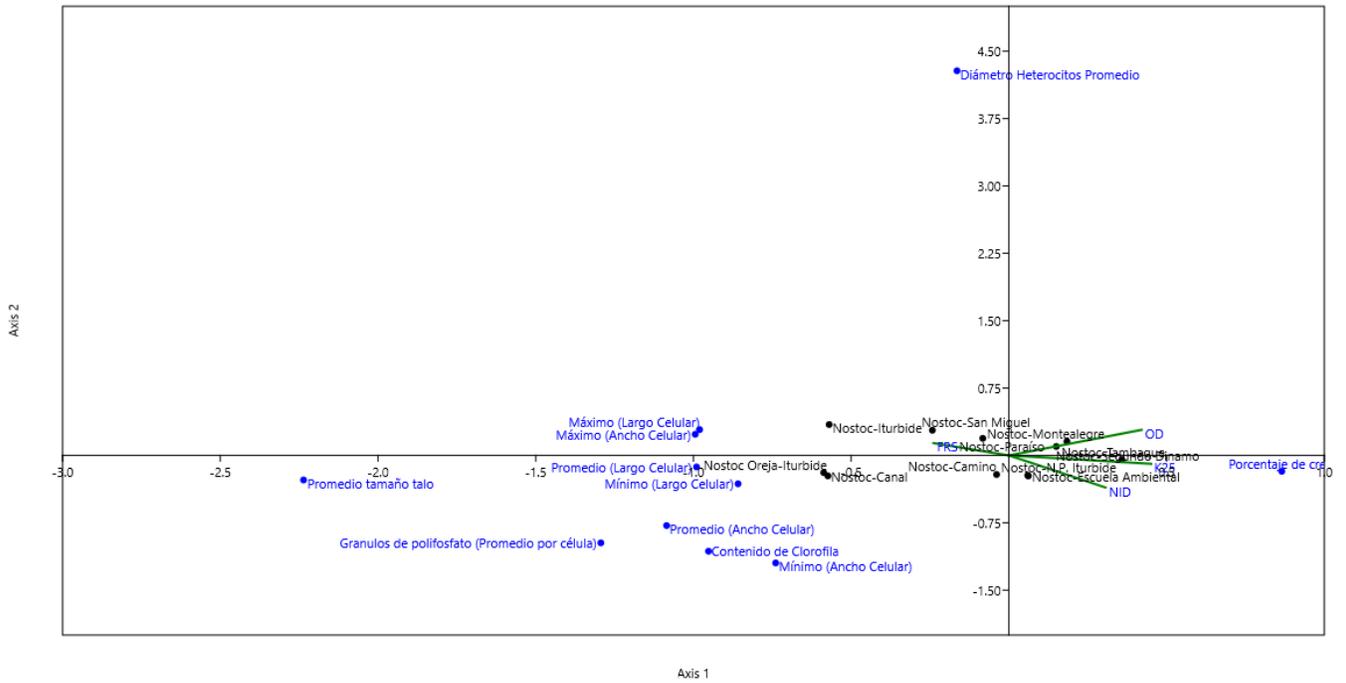


Fig 9. Representación gráfica del Análisis de Correspondencia Canónica para los rasgos morfológicos de las poblaciones de *Nostoc* provenientes de la región central de México y sus correspondientes variables ambientales.

Tabla 10. Resultados del Análisis de Correspondencia Canónica entre los parámetros ambientales de los sitios con poblaciones de *Nostoc* y los caracteres morfológicos en ríos de la región central de México.

Resultados	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Caracteres morfológicos			
Cobertura porcentual	0.865207	-0.176986	-0.0260098
Promedio (Largo Celular)	-0.990286	-0.128459	-0.477789
Promedio (Ancho Celular)	-1.08515	-0.7809	0.532943
Mínimo (Largo Celular)	-0.858643	-0.316187	-1.62251
Mínimo (Ancho Celular)	-0.739233	-1.19664	-1.83342
Máximo (Largo Celular)	-0.980497	0.286998	-0.627238
Máximo (Ancho Celular)	-0.994439	0.235715	1.53276
Promedio tamaño talo	-2.23618	-0.272824	-1.31069
Diámetro Heterocitos Promedio	-0.164436	4.28216	0.0209649
Granulos de polifosfato (Promedio por célula)	-1.2937	-0.972979	3.80799
Contenido de Clorofila	-0.952177	-1.06598	5.33976
Taxa			
Nostoc-Segundo Dinamo	0.150324	0.0993648	0.0344128
Nostoc-San Miguel	-0.242585	0.280408	0.0350992
Nostoc-Camino	-0.0391239	-0.212029	-0.016623
Nostoc-Escuela Ambiental	0.0615828	-0.228263	0.0596076
Nostoc-Canal	-0.573786	-0.228007	-0.0605382
Nostoc-Iturbide	-0.569756	0.343727	-0.030822
Nostoc Oreja-Iturbide sp1	-0.587243	-0.191458	-0.0725514
Nostoc-Paraíso	-0.0828158	0.190526	0.0370583
Nostoc-N.P. Iturbide sp1	0.0596815	-0.220214	0.0243152
Nostoc sp1-Montealegre	0.184057	0.155599	0.0263211
Nostoc sp2-Tambaque	0.358203	-0.0471307	-0.0402851
Parámetros FQ			
K <sub>25</sub>	0.451163	-0.0936383	-0.308749
OD	0.420766	0.285006	0.337787
NID	0.306193	-0.357364	0.620469
FRS	-2.39E-01	0.137829	-0.0273802

Tabla 11. Eigenvalores del Análisis de Correspondencia Canónica con *Nostoc*.

Axis	Eigenvalue	%
1	0.060814	85.1
2	0.0096419	13.49
3	0.00099854	1.397
4	6.36E-06	0.008902

En el caso de *Nostoc (sensu lato)* y las variables ambientales, se encontró una correlación positiva entre la temperatura y la  $K_{25}$ , con los rasgos de largo y ancho celular. El NID estuvo correlacionado negativamente con el largo celular máximo y positivamente con el contenido de gránulos de polifosfato. El FRS estuvo correlacionado negativamente con el ancho celular mínimo y positivamente con la dosis letal media de metabolitos secundarios.

Tabla 12. Resultados de la prueba de correlación de Pearson para las poblaciones de *Nostoc* y los parámetros ambientales en ríos de la región central de México.

Rasgo/Variable ambiental	T	K <sub>25</sub>	OD	NID	FRS
Largo Celular	0.90	0.89	-	-	-
Ancho Celular	0.67	0.80	-	-	-
Largo Celular (Min)	0.92	0.95	-	-	-
Ancho Celular (Min)	0.90	0.97	-	-	-0.61
Largo Celular (Max)	0.86	0.81	-	-0.52	-
Largo Celular (Max)	-	-	-	-	-
Tamaño Talo	-	-	-	-	-
Diámetro Heterocitos	-	-	-	-	-
Dosis Letal Media	-	-	-	-	0.76
Gránulos de Polifosfato	-	-	-	0.69	-
Contenido de Clorofila	-	-	-	-	-

Para el caso de *Nostoc* y las variables microambientales, se encontró una correlación positiva entre el porcentaje de cobertura, el largo celular y el ancho celular, además de una correlación negativa con el tamaño de talo. La velocidad de corriente se correlacionó positivamente con el largo y ancho celular. Las preferencias de microhábitat de *Nostoc* (*sensu lato*) en cuestión de la cobertura porcentual muestran que en ambientes de río de montaña la cobertura nunca supera el 45%, en el caso de Tambaque (Río de planicie tropical) la cobertura fue de 95%.

Tabla 13. Resultados de la prueba de correlación de Pearson para *Nostoc* y las variables micro ambientales en ríos de la región central de México.

Rasgo/Variable ambiental	% de cobertura	Velocidad de Corriente	Profundidad
Largo Celular	0.81	0.60	-
Ancho Celular	0.61	0.50	-
Largo Celular (Min)	0.87	0.69	-
Ancho Celular (Min)	0.78	0.74	-
Largo Celular (Max)	0.79	0.58	-
Largo Celular (Max)	-	-	-
Tamaño Talo	-0.58	-	-
Diámetro Heterocitos	-	-	-
Dosis Letal Media	-	-	-
Gránulos de Polifosfato	-	-	-
Contenido de Clorofila	-	-	-

En las poblaciones de *Nostoc* la prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas entre las medias de las mediciones de ancho, largo y talo. Posteriormente la prueba de Mann-Whitney mostró diferencias entre las poblaciones de Segundo Dinamo y San Miguel

con respecto al resto de las muestras, y de nuevo entre las muestras de Montealegre y Tambaque, lo cual permite construir los grupos: grupo A conformado por las muestras del Segundo Dinamo y San Miguel, grupo B conformado por las muestras de Camino, Escuela Ambiental, Nacimiento Presa Iturbide, Canal, Iturbide y Paraíso, grupo C conformado por la muestra de Montealegre y grupo D conformado por la muestra proveniente de Tambaque.

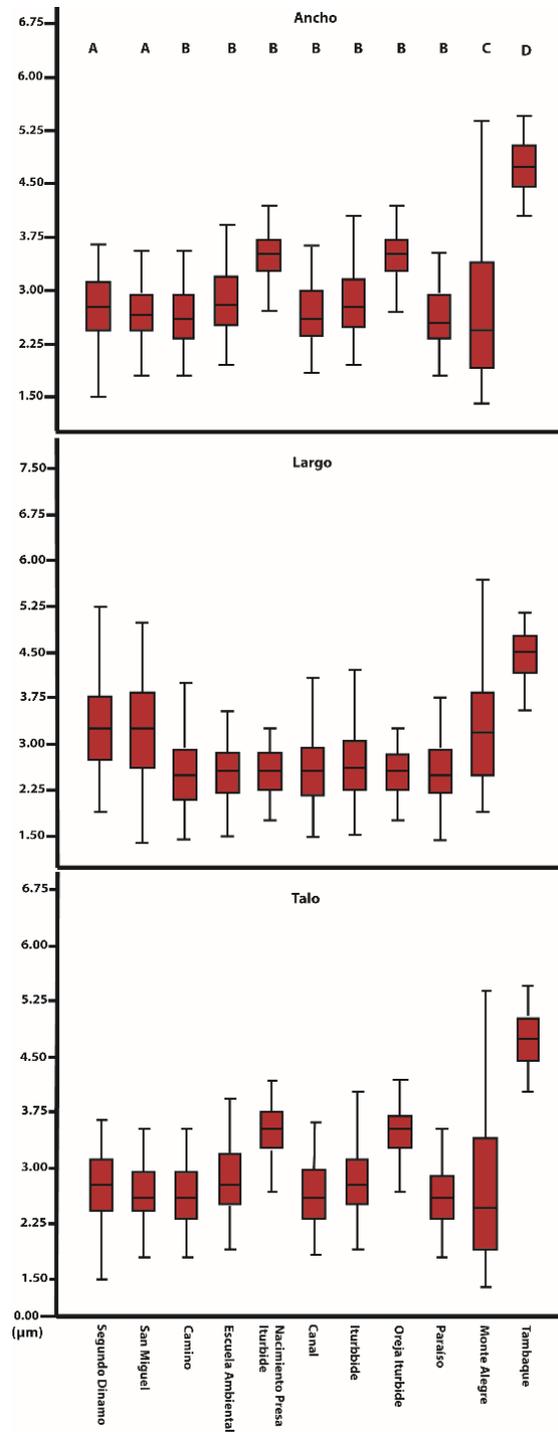


Fig. 10. Representación gráfica del Análisis de Kruskal-Wallis elaborado con los rasgos morfológicos de las poblaciones de *Nostoc* provenientes de la región central de México.

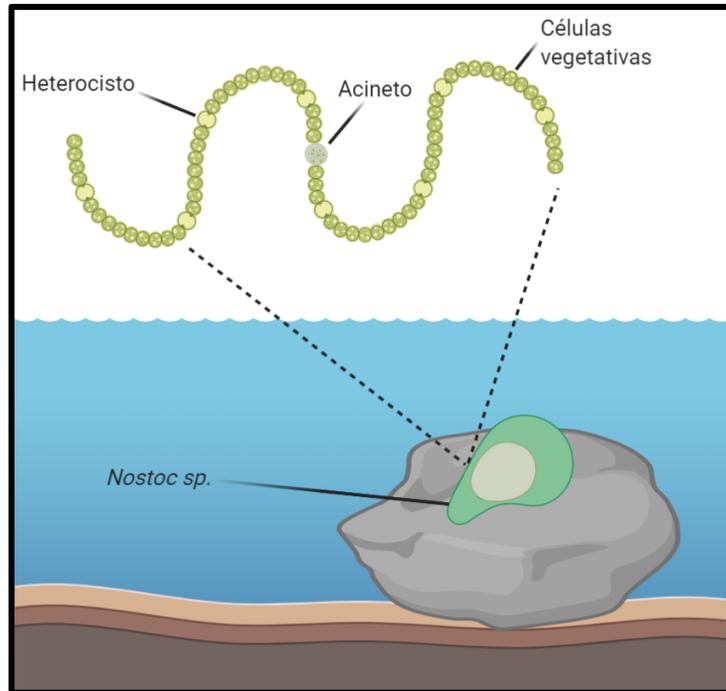


Fig. 11. Hábito de *Nostoc* sp., forma de vida y acercamiento a la forma celular y células especializadas.

El análisis morfométrico separó 3 grupos distintos de morfotipos de *Nostoc* (*sensu lato*) basado en las tallas celulares y la estructura del talo. Estos rasgos fueron suficientes para suponer que se trata de especies distintas. En el primer grupo integrado por la población de Tambaque, la forma del talo es significativamente distinta ya que forma colonias muy compactas de tonalidad violácea y en algunos casos colonias amorfas. Presenta preferencias ambientales muy distintas al resto como lo son una temperatura y conductividad muy altas, un contenido bajo nitrógeno inorgánico disuelto y ortofosfatos. Esto aunado a la clara separación de tamaño de talo y tallas celulares son evidencia suficiente para suponer que se tratan de especies diferentes al resto de la Cuenca de México y la Cuenca del Río Balsas. De acuerdo con Cai et al. (2018) un rasgo morfológico que diferencia la morfología de *Nostoc* de *Compactonostoc* es la presencia de colonias microscópicas que no son esféricas y presentan filamentos densamente enredados. El resultado son colonias amorfas, vainas finas y mucilaginosas de color amarilloso o verde oliva que acentúa su color en los márgenes de la colonia. Los tricomas son uniseriados o biseriados en segmentos cortos. Asimismo, *Compactonostoc* presenta tricomas uniseriados o biseriados solamente en fragmentos cortos cuando joven, y los filamentos están por lo general densamente

enredados y agregados formando una colonia macroscópica solo en madurez. Estos rasgos fueron identificados en las poblaciones de Tambaque. Cartajena et al. (2020) describieron en la localidad Tambaque a *Nostoc verrucosum* Vaucher ex Bornet y Flahault. Por los rasgos taxonómicos descritos por Cai et al. (2018), esta especie se podría considerar como una nueva combinación taxonómica:

*Compactonostoc verrucosum* Comb. nov.

Colonias mucilaginosas compactas esféricas o semicirculares de color café-violeta, las colonias miden 0.5-3 cm, células vegetativas de 3.2-7.1  $\mu\text{m}$  de largo y 4.1-6  $\mu\text{m}$  de ancho, heterocitos de 2-6  $\mu\text{m}$  con presencia de 1 gránulo de polifosfato en la mayoría de las células. Hábitat: epilítica en ríos de planicie tropical calcáreos, a una profundidad de 0.2 cm, velocidad de corriente 1.6  $\text{m/s}^2$  y un porcentaje de crecimiento de 95%, con temperatura del agua de 24.2  $^{\circ}\text{C}$ ,  $K_{25}$  mayor a 1200  $\text{uS cm}^{-1}$ , OD de 7.2  $\text{mg L}^{-1}$ , NID de 0.006  $\text{mg L}^{-1}$  y FRS de 0.03  $\text{mg L}^{-1}$ . Tambaque, forma parte de los ríos tropicales y algunas condiciones ambientales son parecidas a aquellas de ríos de montaña, por ejemplo, un contenido muy bajo de NID y FRS. Este sitio está separado por estas mismas condiciones del resto de los sitios de origen geológico calcáreo. Sin embargo, la geología juega un papel importante cuando tomamos en cuenta la conductividad ( $K_{25}$ ), además de la temperatura, los cuales son de los valores más altos registrados en las colectas. Posiblemente debido a la temperatura y la altitud, el nivel de OD en Tambaque es bajo también, lo cual no concuerda con las preferencias ambientales de *Nostoc* en ríos de montaña, donde se encontró en sitios con contenidos medios y altos de OD. Estas preferencias favorecen la idea de que el morfotipo de Tambaque representa una especie distinta a las de la Cuenca de México y la Cuenca del Río Balsas.



Fig 12. Crecimiento *in situ* de *Compactonostoc verrucosum* en un río de planicie tropical de la región central de México.



Fig. 13. Observación de microscopio óptico de una colonia de *Compactonostoc verrucosum* de la región central de México. Se observan un gránulo de polifosfato por célula y un heterocito en la parte superior izquierda.

Las poblaciones de Montealegre, Iturbide y Presa Iturbide presentaron colonias simétricas constituidas por microcolonias que son ocupadas por larvas de quironómidos. Esta relación ha sido estudiada previamente por Caro y Carmona (2018) donde reportan que la forma de crecimiento en forma de “oreja” de *Nostoc parmelioides* Kützing ex Bornet y Flahault 1886 la moldea el insecto para formar una cavidad donde pasa los distintos estados larvarios antes de eclosionar a la fase volátil. Sin embargo, se requiere el análisis genético para confirmar su identidad taxonómica. La identidad taxonómica de esta población podría quedar definida como:

*Nostoc* aff. *parmelioides*

Colonias mucilaginosas compactas con forma semi circular o forma “oreja” cuando se encuentra en presencia de quironómidos asociados dentro de la colonia, coloración verde, verde oscura o marrón. Las colonias tienen un tamaño de 1.36-4.84 cm, células vegetativas de 1.54-5.68  $\mu\text{m}$  de largo y de 1.411-5.35 de ancho. Heterocitos presentes o ausentes y de tamaños hasta 5.39  $\mu\text{m}$ . Presencia de 1 gránulo de polifosfato por célula en promedio.

Hábitat: epilítico en ríos de montaña con temperatura del agua de entre 9.3-9.7° C, velocidad de corriente 0.2-0.6  $\text{m/s}^2$  en profundidades de 3-10 cm,  $K_{25}$  de 37.9-58.3  $\text{uS cm}^{-1}$ , OD de 5.53-100  $\text{mg L}^{-1}$ , NID de 0.040-0.092  $\text{mg L}^{-1}$ , FRS de 0.39-0.90  $\text{mg L}^{-1}$ . Es importante resaltar en la descripción taxonómica la posible presencia de los quironómidos anidando dentro de las colonias de estas poblaciones, su presencia cambia la morfología y el tamaño de las colonias de esta cianobacteria.



Fig. 14. Crecimiento de *Nostoc* aff. *parmelioides* en ríos de montaña de la región central de México.



Fig. 15. Observación en un microscopio óptico (40X) de un corte de una colonia de *Nostoc* aff. *parmelioides*.



Fig. 16. Crecimiento de *Nostoc* aff. *parmelioides* tipo “oreja” con presencia de quironómido en un río de montaña de la región central de México.

Las poblaciones del tercer grupo y que presentan características afines al género *Nostoc*, i.e. colonias regulares y de consistencia gelatinosa (Komarek, 2013), fueron colectadas en los sitios Segundo dinamo, Camino, San Miguel, escuela ambiental, Canal y Paraiso. De acuerdo con Rodríguez y Carmona (2018), en la región sólo se reporta a *N. parmelioides*, Sin embargo, este estudio muestra que existen diferencias taxonómicas con *Compactonostoc* en la forma del talo y preferencia por la elevada velocidad de corriente. De tal manera, al tercer grupo se pueden reconocer como *Nostoc* sp.

#### *Nostoc* sp

Colonias mucilaginosas semicirculares de color café y/o amarillento; las colonias miden 0.2-6.8 cm, células vegetativas 1.4-5.6  $\mu\text{m}$  de largo y 1.4-5.3  $\mu\text{m}$  de ancho, heterocitos de 3.3-5.7  $\mu\text{m}$  de diámetro, con presencia de 1-2 gránulos de polifosfato en cada célula. Hábitat: epilítica en ríos de montaña silíceos, se encuentra en profundidades menores a los 10 cm, en velocidades de corriente no mayores a 0.6 m/s<sup>2</sup>, y en crecimientos de 10-45% de cobertura con temperatura del agua de 5.5-10.3 °C, K<sub>25</sub> de 9.7-106 uS cm<sup>-1</sup>, OD de 6.5-100 mg L<sup>-1</sup>, NID de 0.04-0.27 mg L<sup>-1</sup> y FRS de 0.25-0.9 mg L<sup>-1</sup>.



Fig. 17. Crecimiento *in situ* de *Nostoc* sp. en un río de montaña de la región central de México.

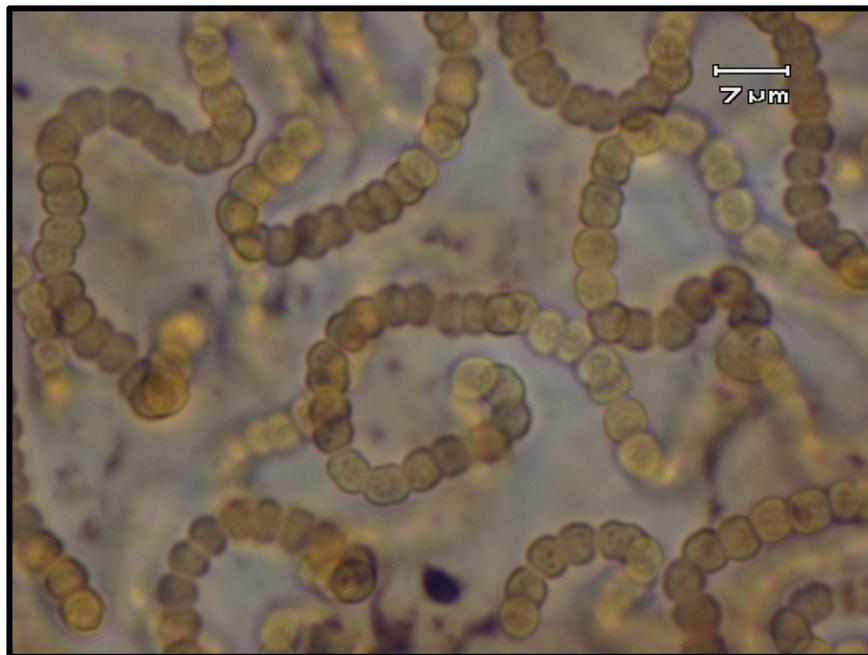
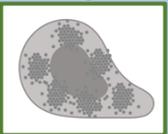
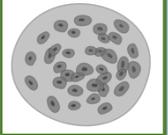
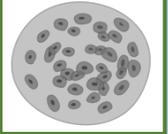
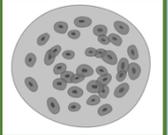
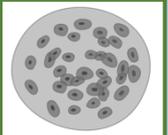
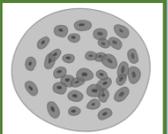
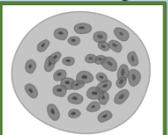
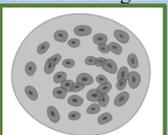


Fig. 18. Observación en microscopio óptico (40X) de una colonia de *Nostoc* sp. proveniente de ríos de montaña de la región central de México.

Tabla 14. Resumen de rasgos de *Nostoc* de ríos de la zona central de México.

Especie	Sitio/Región	Forma de crecimiento	Talla (cm)	Velocidad de Corriente (m/s <sup>2</sup> )	Luz	NID	FRS	Heterocitos	Gránulos Poli-p	DL-50
<i>Nostoc parmelioides</i>	Monte Alegre/Cuenca de México	Colonia mucilaginoso compacta en forma de oreja 	1.36	0.6	Expuesto	0.067	0.9	5.39	1.19	23820
<i>Nostoc parmelioides</i> "oreja"	Iturbide/Cuenca de México	Colonia mucilaginoso en forma de oreja 	4.33	0.2	Expuesto	0.04	0.445	0.41	1	19500
<i>Nostoc parmelioides</i>	N.P. Iturbide/Cuenca de México	Colonia mucilaginoso 	1.76	0.3	Sombreado	0.092	0.395	0	1.12	2296.5
<i>Nostoc parmelioides</i>	Iturbide/Cuenca de México	Colonia mucilaginoso 	4.84	0.2	Expuesto	0.04	0.445	5.14	1.23	152.02
<i>Nostoc sp.</i>	Segundo Dinamo/Cuenca de México	Colonia mucilaginoso 	2.16	0.1	Expuesto	0.092	0.63	4.4	1.13	88.09
<i>Nostoc sp.</i>	San Miguel/Cuenca de México	Colonia mucilaginoso 	1.37	0.1	Expuesto	0.033	0.29	4.26	1.2	40.27

<i>Nostoc sp.</i>	Camino/Cuenca de México	Colonia mucilaginosa 	2.74	0.1	Expuesto	0.132	0.26	0	1.18	206.2
<i>Nostoc sp.</i>	Escuela Ambiental/Cuenca de México	Colonia mucilaginosa 	1.79	0.1	Sombreado	0.276	0.26	0	1.54	56.3
<i>Nostoc sp.</i>	Canal/Cuenca de México	Colonia mucilaginosa 	3.93	0.6	Expuesto	0.031	0.51	0	1.24	7040
<i>Nostoc sp.</i>	Paraíso/Cuenca de México	Colonia mucilaginosa 	2.92	1.2	Expuesto	0.1	0.25	4.5	1.23	525.4
<i>Compactonostoc verrucosum</i>	Tambaque/Cuenca del Río Tamuín	Colonia mucilaginosa 	1.6	1.6	Sombreado	0.006	0.03	4.5	1.22	2388.5

## 8.5 Caracterización de las poblaciones de *Phormidium* (*sensu lato*)

Se identificaron y analizaron un total de 4 poblaciones distintas de *Phormidium*, las cuales 4 fueron colectadas en ríos de la Cuenca de México (Segundo Dinamo, San Miguel, Camino y Cascada El Negro). Los sitios y las condiciones ambientales donde se registraron poblaciones de este grupo son heterogéneas, por lo que no es fácil identificar una preferencia ambiental clara de este grupo, lo cual apoya la noción de que se trata de poblaciones distintas aclimatadas a condiciones contrastantes.

El CCA realizado con los datos de las poblaciones de *Phormidium* reveló tres grupos de datos ambientales y morfológicos. El primero de estos grupos alberga el 87% de la variación en los datos y se caracterizó por sitios como el Segundo Dinamo y San Miguel con la concentración más tenida elevada de OD y FRS, y niveles bajos de K<sub>25</sub> y NID. Estos sitios se correlacionaron con un elevado porcentaje de cobertura, contrastado por medidas morfológicas (ancho, largo y talo) menores al resto, así como un bajo contenido de clorofila y gránulos de polifosfato. El segundo grupo alberga el 10% de la variación de los datos y está conformado por sitios como Cascada El Negro, los cuales tuvieron un contenido elevado de NID (0.60 mg L<sup>-1</sup>), un contenido medio de FRS (0.385 9 mg L<sup>-1</sup>) y bajo OD (8.76 9 mg L<sup>-1</sup>). Correlacionado con estos sitios estuvo un elevado largo celular (promedio, mínimo y máximo), tamaño del talo y contenido de clorofila, mientras que se encontró una disminución en el número de gránulos de polifosfato. El tercer y último grupo, el cual alberga el 2.4% de la variación de los datos, se compuso de sitios como Camino, en los cuales se encontró una concentración media de FRS (0.260 9 mg L<sup>-1</sup>). La concentración de FRS está ligada íntimamente con la abundancia en el número de gránulos de polifosfato, lo que estos sitios nos pueden decir es que debido a que el número de gránulos es relativamente bajo mientras que el FRS es elevado, probablemente existen cambios rápidos en la disposición de nutrientes, y las poblaciones aún no utilizaban los nutrientes disponibles. Estos sitios se correlacionaron con una disminución en el largo mínimo y un aumento con el largo máximo, un aumento en el tamaño del talo y una disminución en el contenido de clorofila.

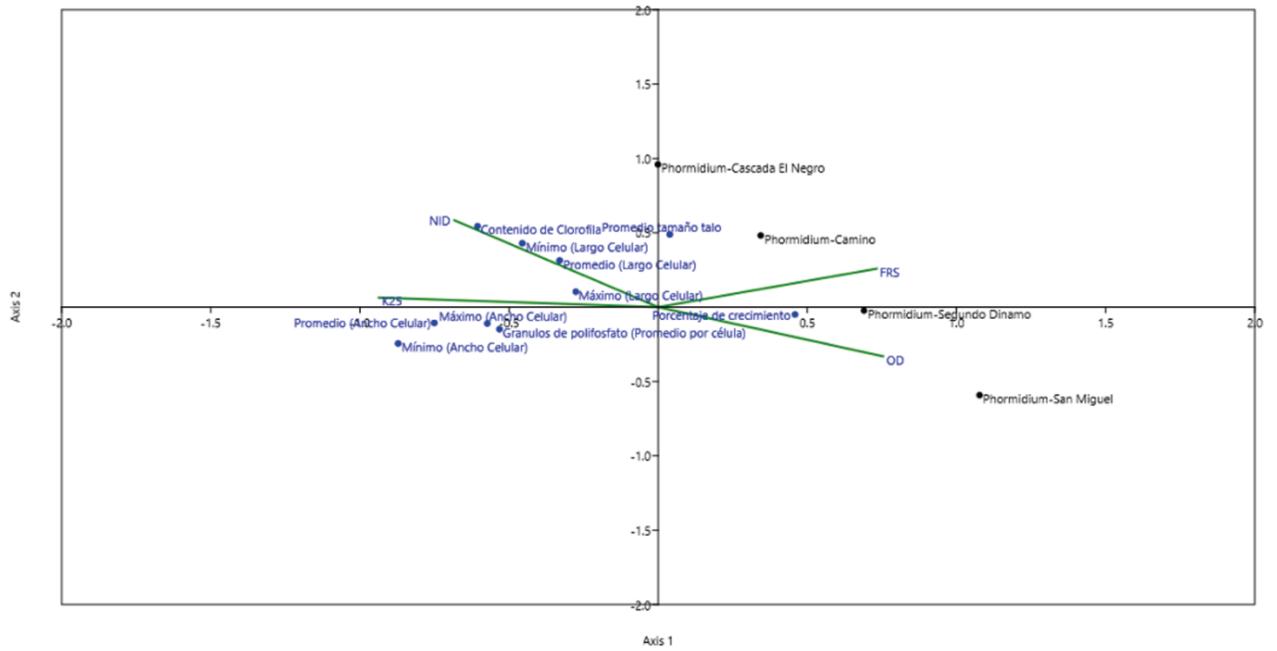


Fig 19. Representación gráfica del Análisis de Correspondencia Canónica para los rasgos morfológicos de las poblaciones de *Phormidium* provenientes de la región central de México y sus correspondientes variables ambientales.

Tabla 15. Resultados del Análisis de Correspondencia Canónica entre los parámetros ambientales de los sitios con poblaciones de *Phormidium* y los caracteres morfológicos en ríos de la región central de México.

<u>Resultados</u>	Axis 1	Axis 2	Axis 3
Caracteres morfológicos			
Cobertura porcentual	0.458334	-0.0499065	-0.0134065
Promedio (Largo Celular)	-0.330646	0.314056	-0.0378531
Promedio (Ancho Celular)	-0.750806	-0.105671	-0.066586
Mínimo (Largo Celular)	-0.455782	0.429275	-0.186445
Mínimo (Ancho Celular)	-0.871965	-0.244846	-0.0632256
Máximo (Largo Celular)	-0.2763	0.103495	0.120979
Máximo (Ancho Celular)	-0.573044	-0.109744	0.0497362
Promedio tamaño talo	0.0387771	0.489294	0.11355
Granulos de polifosfato (Promedio por célula)	-0.532331	-0.148375	0.481202
Contenido de Clorofila	-0.605569	0.544616	-0.421387
Taxa			
Phormidium-Segundo Dinamo	0.689727	-0.022963	-0.10403
Phormidium-San Miguel	1.0772	-0.591879	-0.724906
Phormidium-Camino	0.343473	0.481848	1.2292
Phormidium-Cascada El Negro	-0.0009315	0.959552	1.96151
Parámetros FQ			
K <sub>25</sub>	-0.936594	0.0643682	-0.453033
OD	0.753495	-0.33123	-0.25176
NID	-0.683186	0.583991	-0.569169
FRS	0.732094	0.258396	0.555204

Tabla 16. Eigenvalores del Análisis de Correspondencia Canónica para *Phormidium*.

Axis	Eigenvalue	%
1	0.25996	87.42
2	0.030369	10.21
3	7.05E-03	2.371
4	4.62E-09	1.55E-06

En el caso de *Phormidium* (*sensu lato*), se encontró una correlación positiva entre el largo celular, ancho celular y la temperatura, así como la conductividad específica  $K_{25}$ . Estas dos variables ambientales estuvieron correlacionadas negativamente con el tamaño de talo y positivamente el contenido de clorofila. El oxígeno disuelto se correlacionó negativamente con el contenido de gránulos de polifosfato. El nitrógeno inorgánico disuelto estuvo correlacionado positivamente con el largo celular y el contenido de clorofila, y negativamente con el largo celular máximo. El fósforo reactivo soluble se correlacionó negativamente con el ancho y largo celular, así como el contenido de clorofila, y positivamente con el tamaño de talo y la dosis letal media. Existe una correlación entre el número de gránulos de polifosfato y el FRS, hay una clara relación positiva entre la abundancia de FRS en el ambiente y el almacenamiento del nutriente.

Tabla 17. Resultados de la prueba de correlación de Pearson para *Phormidium* y las variables ambientales en ríos de la región central de México.

Rasgo/Variable ambiental	T	K <sub>25</sub>	OD	NID	FRS
Largo Celular	0.88	0.84	-	0.96	-0.66
Ancho Celular	0.71	0.78	-	-	-0.80
Largo Celular (Min)	0.85	0.81	-	0.96	-0.618
Ancho Celular (Min)	0.66	0.74	-	-	-0.77
Largo Celular (Max)	-	-	-	-0.52	-
Largo Celular (Max)	0.52	0.60	-	-	-0.67
Tamaño Talo	-0.59	-0.65	-	-	0.67
Dosis Letal Media	-	-	-	-	0.76
Gránulos de Polifosfato	-	-	-0.51	0.52	-
Contenido de Clorofila	0.69	0.65	-	0.78	-0.52

En la correlación de *Phormidium* y las variables micro ambientales se encontró una correlación negativa entre el porcentaje de cobertura y el largo celular, así como una correlación positiva entre este mismo parámetro y el ancho celular. La velocidad de corriente se correlacionó positivamente para el largo celular, largo celular mínimo y el contenido de clorofila, y tuvo una correlación negativa con el largo celular máximo. La profundidad se correlacionó positivamente con el largo celular, largo celular mínimo y el contenido de clorofila, y negativamente con el largo celular máximo.

Tabla 18. Resultados de la prueba de correlación de Pearson para *Phormidium* y las variables micro ambientales en ríos de la región central de México.

Rasgo/Variable ambiental	% de cobertura	Velocidad de Corriente	Profundidad
Largo Celular	-0.57	0.82	0.95
Ancho Celular	0.51	-	-
Largo Celular (Min)	-0.56	0.85	0.96
Ancho Celular (Min)	-	-	-
Largo Celular (Max)	-	-0.79	-0.52
Ancho Celular (Max)	-	-	-
Tamaño Talo	-	-	-
Dosis Letal Media	-	-	-
Gránulos de Polifosfato	-	-	-
Contenido de Clorofila	-	0.86	0.82

Para las poblaciones de *Phormidium*, la prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas para las medidas de ancho y largo celular, así como para las mediciones de talo. Posteriormente la prueba de Mann-Whitney mostró poca diferencia entre el conjunto de las poblaciones del Segundo Dinamo, San Miguel, Camino y Cascada el Negro por lo que estas poblaciones se agruparon en un único grupo, A. Las poblaciones se encontraron en un intervalo de temperaturas templadas (6.5-9.6 °C), K<sub>25</sub> bajo (9.7-45 uS cm<sup>-1</sup>), NID (< 0.13 mg L<sup>-1</sup>), FRS (0.22-0.38 mg L<sup>-1</sup>), con velocidades de corriente entre (0.1-0.2 m/s) y profundidades no mayores a los 5 cm.

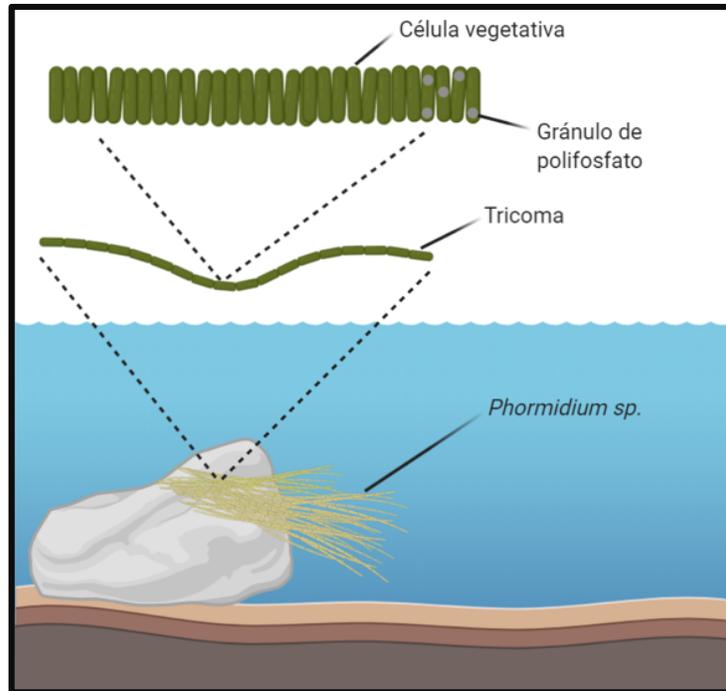


Fig. 20. Hábito de *Phormidium sp.*, forma de vida y acercamiento a la forma celular y el tricoma.

Por sus similitudes morfológicas, geográficas y de preferencias ambientales, las poblaciones de Segundo Dinamo, San Miguel, Cascada El Negro y Camino se denominan como *Microcoleus autumnale* Struncky, Komárek y Elster (Komárek y Anagnostidis, 2005, Struncky et al., 2013). Los principales caracteres diacríticos que definen a *Microcoleus* están relacionados con la presencia de tapetes verde-oliva y morfología de los tricomas, que incluyen: extremos de tricomas estrechos, caliptra, células más cortas que anchas hasta más o menos isodiamétricas y presencia facultativa de vainas. La mayoría de las especies tienen un diámetro de 4 a 10  $\mu\text{m}$ . La posesión de múltiples tricomas en una vaina común está presente facultativamente. La poca variación morfológica y la afinidad ambiental compartida sugiere que es necesario un análisis molecular que contribuya a la definición de las especies.

### *Microcoleous autumnale*

Los filamentos fueron rectos y filiformes uniseriados, tamaño de talo de 0.9-4.4 cm, células vegetativas de 1.2-5.1  $\mu\text{m}$  de largo y 1.4-4.2  $\mu\text{m}$  de ancho con ausencia o presencia de un gránulo de polifosfato por célula, exceptuando en condiciones favorables de FRS. Hábitat epilítico, en ríos de montaña silíceos, a profundidades menores a los 5 cm, en velocidades de corriente menores a 0.2  $\text{m/s}^2$ , en crecimientos con porcentaje de cobertura de 20-85% con temperatura de 6.5-9.7 °C  $K_{25}$  de 9.7-57.7  $\mu\text{S cm}$ , OD de 8.7-105.4  $\text{mg L}^{-1}$ , NID de 0.06-0.13  $\text{mg L}^{-1}$  y FRS de 0.23-0.39  $\text{mg L}^{-1}$ .

Las poblaciones provenientes de la Cuenca del Río Tampaón son similares entre sí, y a la vez muy distintas de las que provienen de la Cuenca de México, principalmente por sus preferencias de rango de temperatura (25.6-28.5 °C), así como en  $K_{25}$  (1210-1215  $\mu\text{S cm}^{-1}$ ) y en OD (6.1-8  $\text{mg L}^{-1}$ ). Sin embargo, las principales diferencias entre las poblaciones son sus preferencias microambientales. La población de Meco se encontró a una velocidad de corriente de 0.1  $\text{m s}^{-1}$  y profundidad de 1.4 cm, mientras que las poblaciones de Micos se encontraron en velocidades de corriente de 0.2-0.5  $\text{m s}^{-1}$  y profundidades de 25.6-31.8 cm. Esto aunado a la evidente diferencia morfológica permite designar a las especies:

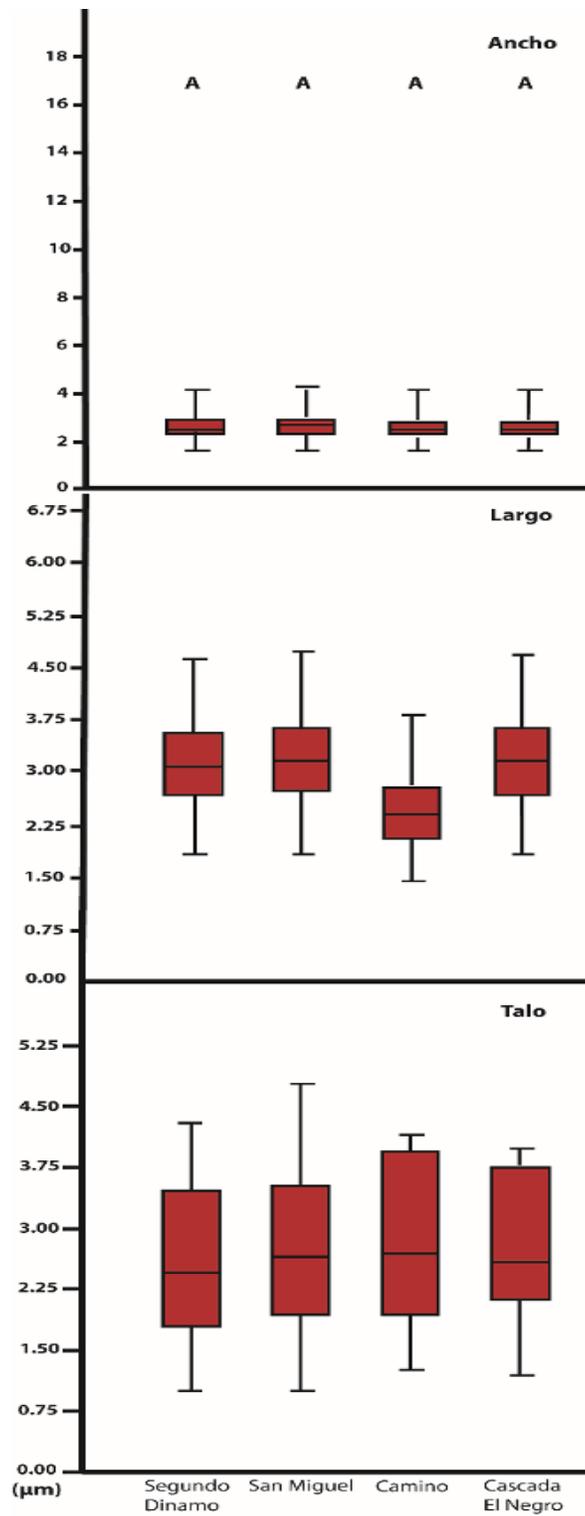


Fig. 21. Representación gráfica del Análisis de Kruskal-Wallis elaborado con los rasgos morfológicos de las poblaciones de *Phormidium* provenientes de la región central de México.

Finalmente, los análisis morfométricos muestran resultados consistentes. Las medidas de talo y ancho celular varían muy poco entre poblaciones de diferentes ríos de la Cuenca de México, mientras tanto el largo celular presentó una ligera variación, la cual no se considera significativa, sobre todo cuando se toman en cuenta las preferencias ambientales y los parámetros físico químicos de los ríos donde fueron encontradas estas muestras. Las poblaciones provenientes de la Cuenca de México comparten rasgos y rangos de medidas morfológicas, así como preferencias ambientales como temperatura, K<sub>25</sub>, NID principalmente en cuanto a nutrientes, y respuestas fisiológicas, por lo que se consideran un único grupo, relativamente homogéneo.

**Tabla 19. Resumen de rasgos de *Microcoleus autumnale* en ríos de la zona central de México.**

Especie	Sitio/Región	Forma de crecimiento	Talla	Velocidad de Corriente	Luz	NID	FRS	Heterocitos	Gránulos Poli-p	DL-50
<i>Microcoleus autumnale</i>	Segundo Dinamo/Cuenca de México	Filamento filiforme 	2.64	0.2	sombreado	0.098	0.29	0	0.24	-
<i>Microcoleus autumnale</i>	San Miguel/Cuenca de México	Filamento filiforme 	2.8	0.1	sombreado	0.059	0.225	0	0.35	-
<i>Microcoleus autumnale</i>	Camino/Cuenca de México	Filamento filiforme 	2.87	0.2	expuesto	0.132	0.26	4.3	0.79	-
<i>Microcoleus autumnale</i>	Cascada El Negro/ Cuenca de México	Filamento filiforme 	2.76	0.1	sombreado	0.06	0.385	0	0.82	-

## 8.X Características ecológicas y morfológicas de *Blennothrix ganeshii* Watanabe et Kómarek 1989

*Blennothrix ganeshii* Watanabe et Kómarek ha sido reportada en México a partir de múltiples sitios en la Cuenca del Río Balsas, y en la Cuenca del Río Pánuco. En un estudio de 2005, Carmona *et al.* Describieron poblaciones de esta especie pertenecientes a la región central de México, donde la describen.

Descripción: Alga macroscópica violeta-marrón, con filamentos escasamente ramificados (1 a 2, en raras ocasiones 3 tricomas) con ramificación falsa tipo *Coleodesmium*.

Filamentos de hasta 10 cm de largo, con un diámetro de 45.2-75.0  $\mu\text{m}$ . Ancho del tricoma de 33.9-50.0  $\mu\text{m}$ . Células de 2.2-6.7  $\mu\text{m}$  de largo. Las células terminales están aplanadas y ligeramente redondeadas, a veces con una pared celular ligeramente más gruesa, sin caliptra, pero en ocasiones con remanentes de paredes celulares necríticas en una pared hormogonial. La vaina es firme e incolora, de 3.2-11.0  $\mu\text{m}$  de grosor, por lo general lamelada y con lamelación transversa debido a constricción en el eje longitudinal, particularmente al final de las vainas, la vaina superficial muda de capas. Los tricomas se desintegran en hormogonios con diferente contenido celular por medio de varias células necríticas y se producen en la parte terminal de los tricomas o por la desintegración del tricoma entero, los hormogonios se liberan de las vainas directamente o crecen paralelos o perpendiculares dentro de la vaina madre.

Las poblaciones de *Blennothrix ganeshii* colectadas en este estudio se describen como: Algas macroscópicas violeta-marrón o verde, con filamentos con pocas ramificaciones y en ocasiones ramificaciones falsas. Filamentos de 3-5 cm de largo, células de 21.1-44.5  $\mu\text{m}$  de ancho y de 0.79-13.4  $\mu\text{m}$  de largo. Presencia de 3 gránulos de polifosfato por célula en promedio. Células terminales aplanadas, vaina firme e incolora. Presencia de células necríticas y fragmentos de hormogonios en la vaina. Hábitat: epilítico bentónico en ríos de planicie tropical con velocidad de corriente de 0.1-1.1  $\text{m/s}^2$  en profundidades de 5.7-12.6 cm y con cobertura porcentual de 5-50%. Se encontró en ríos con temperatura de entre 24.2-25.6 °C, con  $K_{25}$  de 1215-14133  $\mu\text{S cm}^{-1}$ , OD de 6.1-7.2  $\text{mg L}^{-1}$ , NID de 0.006-0.253  $\text{mg L}^{-1}$  y FRS de 0.030-0.070  $\text{mg L}^{-1}$ .

**Tabla 20. Resumen de rasgos de *Blennothrix ganeshii* de la región central de México.**

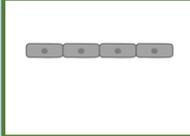
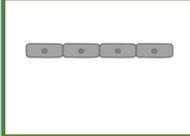
Especie	Sitio/Región	Forma de crecimiento	Talla	Velocidad de Corriente	Luz	NID	FR S	Heterocitos	Gránulos Poli-p	DL-50
<b>Blennothrix</b>	Meco/Cuenca del Río Tamuín	Filamento filiforme 	5.78	1.1	sombreado	0.253	0.07	0	3.23	-
<b>Blennothrix</b>	Tambaque/Cuenca del Río Tamuín	Filamento filiforme 	2.34	0.1	sombreado	0.006	0.03	0	3.13	62.6



Fig. 22. Crecimiento *in situ* de *Blennothrix* en un río de planicie tropical de la región central de México.



Fig. 23. Observación en microscopio óptico (20X) de un filamento de *Blennothrix* proveniente de un río de planicie tropical de la región central de México.

## 9. Discusión

Las cianobacterias que habitan los ambientes lóticos son diversas y abundantes en un amplio espectro de condiciones físicas y químicas (Sheath y Cole, 1992). Esto puede estar relacionado con las diversas adaptaciones morfológicas y fisiológicas que presentan. Entre las adaptaciones morfológicas, se reconocen niveles de organización filamentosos y colonial mucilaginoso que pueden soportar el efecto de golpeo y arrastre que genera la alta velocidad de corriente en las que se les puede encontrar (Whitton, 2012) (Tabla 19). Los filamentos postrados pueden adherirse al sustrato y desarrollar películas de apenas unos micrómetros de grosor, o también aprovechar los recovecos de las rocas, o bien , aprovechar la seda que secretan los insectos para fabricar refugios y crecer sobre ellas. En este estudio, registramos una alta proporción de cianobacterias con nivel de organización filamentosos creciendo en sustratos firmes tales como: *Blennothrix*, *Coleodesmium*, *Microcoleus*, *Phormidium* y *Tolypothrix*, las cuales se encontraron en un rango de velocidad de corriente entre 0.1-1.2 m/s<sup>-1</sup> . También se encontraron poblaciones de *Phormidium* que aprovecharon los refugios de insectos para crecer entremezclados. Las colonias mucilaginosas crecieron bajo un amplio rango de velocidad de corriente, en particular las poblaciones de *Nostoc* que fue denominado “*Nostoc* oreja” en el muestreo dada su morfología, las cuales superaron los 2.0 m s<sup>-1</sup> y *Nostoc* los 1.6 m s<sup>-1</sup>.

Las dos regiones que se contrastan en este trabajo tienen características ambientales muy distintas, donde la altitud juega un papel importante, ya que influye sobre otras variables como la temperatura del agua, que en regiones de montaña se registró con valores máximos de 13.3 °C, mientras que en regiones de planicie tropical alcanzó valores de hasta 31.1 °C. Otro aspecto importante a considerar es la naturaleza y el orden del río, ya que en las regiones de planicie tropical la pendiente es menor, y los ríos son de orden mayor, por lo que el contenido de sólidos disueltos y la conductividad de los ríos es muy diferente. Aunado a esto, los ríos de planicie tropical tienen un mayor contenido de carbonatos y sales disueltas, esto por el origen geológico calcáreo de la región. Las zonas de montaña tienen un origen geológico silíceo, el cual se refleja en un bajo contenido de sólidos disueltos y sales, además de una ligera acidez en el agua de los ríos.

La taxonomía de los grupos de cianobacterias estudiados en este trabajo está actualmente en debate y en constante cambio, por lo que los nombres asignados

inicialmente a las poblaciones colectadas cambiaron durante el trabajo y la identificación. Algunos integrantes de aquellos grupos inicialmente asignados como *Nostoc* y *Phormidium*, pasaron a formar parte otras morfo especies (*Compactonostoc* y *Microcoleus*) debido a los trabajos citados en este trabajo. El enfoque y planeamiento de este estudio está centrado en un método práctico para estudiar cianobacterias y sus adaptaciones a ríos de montaña, analizándolos de forma morfológica y funcional, en el cual no fue posible realizar la taxonomía molecular de las poblaciones estudiadas, por ello algunas poblaciones se mantuvieron a nivel de morfo especie (p.e. *Nostoc* sp.), sin embargo los estudios que se están realizando actualmente con estos grupos y que tienen un enfoque molecular brindarán una mayor resolución a la problemática de estas especies morfológicamente tan parecidas.

### **9.1 Caracterización del microambiente y la variación morfológica**

En ecosistemas ribereños el microambiente está íntimamente relacionado con las formas de crecimiento que lo pueden habitar, así como las consecuentes adaptaciones que presentan los organismos allí presentes. El estrés por abrasión es uno de los principales retos a superar en un río, y una de las estrategias que utilizan las cianobacterias para hacer frente a esto es la forma de crecimiento. Además de la abrasión, las cianobacterias de ríos tienen que solucionar otras problemáticas como la dinámica de sequía/inundación o la alteración física del cauce del río. Branco et al., (2014) estudiaron la importancia del ambiente, así como factores espaciales en la distribución y pertenencia de macroalgas en los ríos. En cianobacterias, su análisis indica que dado que las cianobacterias cuentan con estrategias altamente eficientes de dispersión como lo son las esporas y los fragmentos vegetativos, su presencia en los ríos depende más que nada de las condiciones ambientales, así como de nicho que pueden encontrar dentro del ecosistema.

De las cuatro poblaciones de *Placoma* aff. *regulare* que se encontraron, dos (Segundo Dinamo y Cascada El Negro) se encuentran en la Cuenca de México y dos (Agua Blanca y Arroyo Monarca) se encuentran en la Cuenca del Río Balsas. Ambas cuencas se caracterizan por tener un origen geológico similar, de vulcanismo y rocas silíceas. Carmona-Jiménez y Caro-Borrero (2017) reportaron poblaciones de *Placoma* en ríos peri-urbanos de montaña como una especie abundante en la mayor parte de los ríos muestreados, en sitios con buena calidad hidro-morfológica y con concentraciones

moderadas de nutrientes en el agua, sin embargo reportan que se encuentran en un rango moderadamente amplio de variables ambientales. *Placoma* se encontró en velocidades de corriente relativamente lentas ( $0.1-0.2 \text{ m/s}^{-1}$ ), donde su principal estrategia consistió en abarcar un área más grande (mayor cobertura), mientras que el tamaño de sus células fue reducido. En esta especie, las células de la periferia frecuentemente llevan a cabo división por constricción y una delimitación de células hijas iguales o desiguales (Alboal y Fletcher, 1996), por lo cual se puede considerar la división celular como una estrategia de supervivencia, posponiendo el crecimiento celular. Además de la velocidad de corriente cabe recalcar que *Placoma* suele encontrarse en aguas poco profundas, de hecho la única población que se colectó a una profundidad mayor a los 10 cm fue del sitio Paraíso, y su cobertura porcentual de del 5% únicamente.

Las poblaciones de *Placoma* que se encuentran en la región central de México guardan una fuerte similitud con *Placoma regulare* que fue descrita por Broady e Ingerfeld (1991) en ríos de montaña de Nueva Zelanda, sin embargo, la distancia geográfica sugiere una separación que puede aislarlas biogeográficamente, fue descrita originalmente en ríos de montaña de Nueva Zelanda, y además de México no ha sido reportada ampliamente. Mantiene una estrecha variación morfológica con otros sitios de la Cuenca de México donde se encuentra en hábitats con velocidades de corriente bajas y prefiriendo un sustrato de roca duro con flujo de agua estable (León-Tejera *et al.*, 2003). La única diferencia morfológica clara entre las poblaciones de México y aquellas de Nueva Zelanda es el color de las colonias globulares, en México son cafés mientras que en Nueva Zelanda tienen un color rojizo.

Cartajena *et al.* (2020) encontraron poblaciones de *Phormidium* provenientes de ríos de montaña silíceos de la región central de México, descritas como: Película delgada verde-azul intenso; filamentos rectos paralelos a irregulares, densamente entremezclados; vaina hialina, delgada, tricomas, verde claro a verde intenso,  $6.8-8.4 \mu\text{m}$  de ancho; células vegetativas  $5.5-8.5 \mu\text{m}$  de ancho,  $5-8 \mu\text{m}$  de longitud. Su hábitat fue: temperatura del agua  $10-18 \text{ }^\circ\text{C}$ ;  $\text{K}_{25}$   $53-148 \mu\text{S cm}^{-1}$ ; pH  $6.9-7.6$ ; velocidad de corriente  $0.04-0.7 \text{ m s}^{-1}$ ; profundidad  $0.1-0.3 \text{ m}$ ; sustrato cantos rodados 91%, grava 3% y rocas 6%. Epilítica, en piscinas, rocas húmedas y suelos; formas de vida edáfica, epilítica y subaérea.

Así mismo Cartajena *et al.* (2020) analizaron poblaciones provenientes de ríos calcáreos de la región central de México descritas como: filamentos rectos, 4.3-8.5  $\mu\text{m}$  de ancho; tricomas violetas o verde-azules; células vegetativas 6.4-9.1  $\mu\text{m}$  de ancho, 4.7-11.1  $\mu\text{m}$  de longitud. Su hábitat fue: temperatura del agua 20-26 °C;  $K_{25}$  1209-1476  $\mu\text{S cm}^{-1}$ ; pH 7.7-7.9; velocidad de corriente 0.17-0.36  $\text{m s}^{-1}$ ; profundidad 0.09-0.17 m. Ecología: arroyos, aguas negras, cascadas, cenotes, estanques, lagos, manantiales, ríos, paredones, suelos; formas de vida edáfica, epilítica, epifítica o planctónica.

Un estudio realizado por Carmona-Jiménez *et al.* (2016) encontró poblaciones de *Phormidium* en sitios altamente contaminados, con valores bajos de oxígeno disuelto y baja velocidad de corriente; se reportó en sitios urbanos con una alta concentración de nutrientes. Mencionan que aquello que reportan como *Microcoleus autumnale* está relacionado con una serie de características morfológicas y ecológicas atribuidas a un complejo de especies (Komárek y Anagnostidis, 2005) que necesita mayor estudio taxonómico. En 2013 Sturnecky *et al.*, realizaron un estudio sobre poblaciones de *Microcoleus*, y *Phormidium autumnale* debido a la amplia diversidad de regiones y biotopos donde se podían encontrar y la relativa estrecha relación morfológica y ambiental que compartían estos grupos. Se decidió reasignar el nombre de *Microcoleus autumnale* a estas cianobacterias que anteriormente se agrupaban dentro del grupo de *Phormidium*. Se asignó una descripción para este nuevo arreglo taxonómico donde se reporta que el talo de esta cianobacteria es gelatinoso y forma tapetes en el sustrato, también puede formar crecimientos tipo cuerda o bandeados. Existen tapetes de hábitats aerofíticos que se encuentren justo sobre la línea de agua, o en zonas de salpicadura donde se forman filamentos torcidos, similares a aquellos que crecen en zonas de suelos inundados. Los tricomas de esta especie son móviles e isopolares. Tienen una vaina delgada, sin color de consistencia firme o fluida la cual contienen uno, dos o muchos tricomas arreglados paralelamente dentro de un filamento. El color de las células es por lo general oscuro, brillante, verde-gris, café, amarillizo y en ocasiones excepcionalmente rojo. A veces dependiendo de su lugar dentro del tapete el color puede cambiar. Los tricomas son atenuados hacia la parte terminal y por lo general poseen caliptra cuando son maduros. Por lo general se pueden observar gránulos dentro de las células, particularmente si los filamentos crecen rápidamente y se dispersan. Las medidas de sus células por lo general

varían entre 3-8  $\mu\text{m}$  de ancho y en promedio varían de 2-6  $\mu\text{m}$  de largo. Las células a veces pueden ser más cortas que anchas, isodiamétricas o en ocasiones ser excepcionalmente hasta dos veces más largas que anchas.

Las variables ambientales con un claro efecto en el comportamiento de estos organismos fueron la temperatura y  $K_{25}$ , donde se observó una relación positiva con el crecimiento de las tallas celulares, y a su vez la clorofila, lo cual es normal debido al aparente aumento en el tamaño. En cuanto a preferencias micro ambientales, inicialmente la única tendencia que se puede analizar es una separación inicial entre las muestras, por estratos de profundidad ya que las muestras provenientes del sitio Micos, son las únicas poblaciones de *Phormidium* que se encontraron más allá de los 2 cm de profundidad y con una gran diferencia (25.6 cm y 31.86 cm), esta preferencia ambiental es relevante para considerar a *Phormidium* sp. 3 como un grupo diferente. Las correlaciones realizadas con el microhábitat de las especies de *Microcoleus* muestran un comportamiento sesgado hacia una expansión de volumen, ya que el largo celular se redujo, mientras el ancho fue mayor conforme aumentaba la velocidad de corriente, estrategia que puede ayudar a reducir el arrastre y la fricción del agua. Esto puede deberse a presión por abrasión que tienen que resistir las cianobacterias en los ríos, por lo que una expansión horizontal reduce el arrastre. La profundidad se relaciona con un mayor largo celular, a mayores profundidades en ríos con velocidades de corriente relativamente bajas, existen menos alteraciones, por lo que las células pueden alargarse más. La profundidad también se correlacionó con un mayor contenido de clorofila, lo cual podría indicar una compensación a menor exposición de la luz por la profundidad.

Las poblaciones de *Compactonostoc* presentaron evidente diferencia ambiental por el orgien geológico donde se desarrollan (origen calcáreo), y muestran preferencias ambientales por velocidades de corriente elevada. La presencia de *Nostoc* en la región central de México es frecuente y abundante. Cartajena *et al.* (2020) caracterizaron poblaciones de *Nostoc* en ríos silíceos de montaña de la región central de México, descrito como colonias mucilaginosas laxas, globulares o aplanadas, pardo-amarillentas, de 0.8-5 cm de diámetro. Tricomatas de 2.5-7.6  $\mu\text{m}$  de ancho, células vegetativas 2.1-7.7  $\mu\text{m}$  de ancho y 2.5-6.8  $\mu\text{m}$  de largo, con heterocitos esféricos de 3.2-11.8  $\mu\text{m}$  de ancho y 3.7-15  $\mu\text{m}$  de largo. Su hábitat fue: temperatura del agua 10-17 °C;  $K_{25}$ : 52-127  $\mu\text{S cm}^{-1}$ ; pH 6.9-7.8;

velocidad de corriente 0.01-0.8 m s<sup>-1</sup>; profundidad 0.1-0.28 m; sustrato roca madre emergente 59%, roca sumergida 40%, tronco 1%, epilíticas. Las poblaciones de *Nostoc sp. 1* de este trabajo tienen colonias más pequeñas (0.2-6.8 cm), células más pequeñas (1.4-5.6 μm de largo y 1.4-5.3 μm de ancho) , pero heterocitos más grandes (3.3-5.7 μm de diámetro). Esto sugiere que puede haber más de otro género afín al complejo de especies que actualmente se consideran parte del complejo denominado como *Nostoc*. Para ello se requiere de más trabajo con orientación molecular. En general, las correlaciones ambientales mostraron que la cobertura porcentual estuvo relacionada con tallas celulares mayores, pero con tamaños de talo menor. Aquí probablemente existe una relación con la velocidad de corriente, ya que es consistente la correlación positiva entre una mayor velocidad de corriente y un aumento en el largo y ancho de las células, a su vez que los tamaños de talo son menores. La explicación probablemente venga de la resistencia al flujo, ya que los talos más pequeños son menos susceptibles a ser removidos por la corriente. El aumento de tamaño celular puede ser causado por la misma razón, ya que si los nutrientes no se están utilizando para el crecimiento del talo, las células probablemente comiencen a crecer. Es importante mencionar la clara preferencia que tiene *Nostoc* por bajas profundidades, en la mayoría de los casos se colectó en zonas de salpicadura u oleaje, donde esta parcialmente sumergido.

*Blennothrix* también presenta un caso particular a estudiar, ya que la población perteneciente a Meco se encuentra en una velocidad de corriente de 1.1 m/s<sup>2</sup>, y tiene tamaños celulares mayores a la población perteneciente a Tambaque, con una velocidad de corriente de 0.1 m/s<sup>2</sup>. Esta relación se invierte con respecto al tamaño de talo, donde las tallas mayores se registraron en Tambaque, lo cual apoya la noción de un menor tamaño de talo como respuesta a velocidades de corriente elevadas. Beltrán-Magos *et. al.* (2005) describieron poblaciones de *Blennothrix* de río de la misma región y encontraron que la velocidad de corriente estaba negativamente correlacionada con el largo y ancho del filamento y de igual manera con el tricoma. Este estudio incluye el sitio de *Tambaque*, donde se registró un largo celular de 2.4-6.2 μm.

## 9.2 Caracterización fisiológica

Entre las adaptaciones fisiológicas más importantes de las cianobacterias están la fijación de nitrógeno y fósforo, las cuales se reconocieron en las poblaciones de *Placoma* en Paraíso y *Nostoc* en Iturbide y *Compactonostoc* Tambaque de este estudio. Los organismos fotótrofos responden a cambios ambientales sobre un periodo de tiempo, por lo que algunos organismos muestreados en cierto momento proveen casi la misma cantidad de información sobre los nutrientes en el agua como varias muestras químicas individuales (Mateo *et al.*, 2015). La distribución de cianobacterias bentónicas siempre se ha correlacionado con la conductividad específica y la concentración de nutrientes (Douterelo *et al.*, 2004).

Recientemente, el cambio de uso de suelo y la urbanización han llevado a un incremento de nitrógeno y fósforo en los sistemas acuáticos (Conley *et al.*, 2009). Estos dos nutrientes son los principales requerimientos de las cianobacterias, y que promueven o limitan su crecimiento.

### *Fósforo*

Las cianobacterias tienen una ventaja sobre muchos otros eucariontes ya que son capaces de alterar la actividad de las fosfatasa dentro de sus células, está usualmente se reprime bajo condiciones de fósforo altas, pero se vuelve a detectar cuando la concentración de este nutriente baja (Whitton y Potts, 2000). Jansson y colaboradores (1988) concluyeron que las fosfatasa y fosfoesterasa hidrolizan los fosfatos orgánicos que ocurren naturalmente, y que la transformación y asimilación de fósforo en la biota es dependiente de este proceso. En las cianobacterias la asimilación de fósforo está íntimamente relacionada con los gránulos de polifosfato, los cuales sirven como reservas celulares. Sin embargo, se ha observado que el rol de los gránulos de polifosfato tiene un rango muy amplio, y que va más allá de la simple nutrición. En un review Seufferheld y colaboradores (2008) describen a detalle experimentos realizados utilizando cianobacterias carentes de la enzima polifosfato quinasa, donde se observa que no hay formación de gránulos de polifosfato, lo cual lleva a una plétora de carencias en las células. Entre las afectaciones descritas destacan: una gran susceptibilidad al estrés oxidativo, baja adaptabilidad al ión  $\text{Ca}^{+2}$ , nula resistencia al shock térmico y ácido, baja esporulación y degradación de proteínas bajo condiciones de estrés. Este grupo de organismos es capaz de acceder a esta sustancia de reserva para sobreponerse a períodos de limitación de nutrientes (Bhaya *et al.*, 2000).

*Placoma* presenta un caso de estudio particular en la ecología de cianobacterias ya que sus rasgos muestran algunas correlaciones que vale la pena analizar a detalle. Una de estas correlaciones consiste en la respuesta de esta cianobacteria a la disponibilidad de FRS en el agua, lo cual parece ocasionar crecimiento del talo por medio de multiplicación celular, lo cual también se ve reflejado en una menor talla celular, y de la misma manera limita su desarrollo cuando no hay fósforo disponible. Alboal y Fletcher (1996) encontraron que las células más viejas y/o grandes de la porción interior de la colonia suelen llenarse de gránulos de polifosfato, tanto así que los tilacoides se oscurecen. Esta acumulación de reservas se equipara con un incremento en el tamaño celular. En algunos casos se pueden observar ficobilisomas. En las poblaciones de *Placoma* que se encontraron en sitios con contenido medio o bajo de FRS (Cascada El Negro o Paraíso) es donde se registró el mayor contenido de gránulos de polisfosfato, contrastando con sitios como Agua Blanca y Arroyo Monarca, donde el contenido de FRS fue mayor y no se encontraron gránulos de polifosfato en las tinciones. Además de esto, el fósforo parece ser un factor limitante para el crecimiento tanto del talo como de las células en *Placoma*, lo cual se puede reflejar en la relación proporcional entre esta variable y las medidas celulares.

Las poblaciones de *Nostoc parmelioides* estudiadas exhibieron una relación entre el contenido de FRS y el crecimiento del talo, el fósforo parece actuar como factor limitante para este género. Dextro *et al.*, (2018) analizaron experimentalmente el comportamiento y crecimiento de *Nostoc* bajo condiciones de falta de fósforo, donde observaron un crecimiento inicial el cual atribuyeron a la presencia de gránulos de polifosfato, una vez que los gránulos se agotaron el crecimiento decayó y los resultados finales mostraron que los cultivos con falta de fósforo presentaban menor tamaño y producción celular, además de que muchos de ellos tuvieron alteraciones en el largo de los tricomas, lo cual probablemente se debió a eventos de fragmentación. Este mismo comportamiento ha sido reportado también por *Anabaena* y *Cylindrospermopsis* por Kozlikova-Zapomělová y colaboradores (2008). Además, Whitton y colaboradores (1990) notaron experimentalmente que *Nostoc commune* comenzaba con actividades de fosfoesterasa cuando se cultivaba en medios de bajo contenido de fósforo y que esta actividad se detenía cuando la concentración aumentaba. Aún cuando *Nostoc* sp.1 posee la habilidad de incorporar fósforo en su metabolismo, la carencia o baja concentración de este nutriente limita su crecimiento

y establecimiento en agua dulce. La población de *Nostoc* sp. exhibe un comportamiento distinto, ya que la concentración de fósforo registrada en Tambaque es muy baja, sin embargo la tinción reveló un contenido importante de gránulos de polifosfato, así como un crecimiento celular elevado. Esto pudo ser producto de condiciones ambientales heterogéneas, donde hay descargas puntuales de nutrientes en el río, lo cual permite a la población mantener niveles óptimos de nutrientes dentro de las células, o puede ser producto de una estrategia adaptativa que ha adoptado esta población perteneciente a una región geológica distinta con diferente composición del agua.

*Phormidium* y *Microcoleus* son de las cianobacterias más abundantes en los ecosistemas lóticos, se puede encontrar en un enorme rango de condiciones ambientales, esto se debe a la enorme diversificación de este grupo y su origen polifilético, pero también a las múltiples adaptaciones que posee el grupo y que le permiten proliferar en ambientes extremos como los ríos. Heath *et al.*, (2016) estudiaron el desarrollo de distintos cultivos de *Phormidium* en concentraciones distintas de nutrientes y observaron que cuando hay concentraciones altas de fósforo en el agua, se incrementa la biomasa celular, lo mismo ocurre inversamente. Sin embargo, también se ha observado que muchas especies de *Phormidium* son capaces de crear condiciones geoquímicas internas (pH elevado, poco oxígeno disuelto) que facilitan la liberación de fósforo a partir de sedimentos incorporados (Wood *et al.*, 2004), esto presenta una ventaja para estas poblaciones en condiciones de bajo contenido de nutrientes. Loza *et al.*, (2013) describen en un estudio sobre los factores que influyen los cambios en la dominancia de especies que las cianobacterias bentónicas se han adaptado y especializado para sobrevivir en un amplio rango de condiciones de nitrógeno y fósforo. Estos estudios demuestran que las Oscillatoriales tienen una fisiología adaptable que les permite proliferar en una plétora de condiciones ambientales y de nutrientes (Heath *et al.*, 2016). Incrementos en la concentración de nitratos y fosfatos resultan en una biomasa mayor de *Phormidium*. Sin embargo, se ha observado que las proliferaciones de *Phormidium* generalmente ocurren en ríos cuando hay concentraciones bajas de FRS, lo cual sugiere que *Phormidium* tiene una ventaja competitiva sobre otras especies algales en estas condiciones, pero no puede competir cuando aumentan las concentraciones de FRS. Para las poblaciones colectadas de *Phormidium*, nuevamente se puede observar una disminución en ancho y largo compensada por un crecimiento en el

talo, lo cual podría significar que los organismos con abundante fósforo promueven un crecimiento del talo y división celular. También el contenido de FRS estuvo relacionado con la síntesis de metabolitos secundarios, ya que en las poblaciones con concentraciones más altas de este nutriente, se registró una mayor dosis letal media. De las muestras provenientes de la Cuenca de México, el mayor contenido de gránulos de polifosfato se registró en la muestra de Cascada El Negro, la cual tiene el mayor contenido de FRS de las poblaciones de *Phormidium* sp. 1. Se ha observado que *Microcoleus autumnale* (= *Phormidium autumnale*) tiene una alta actividad de fosfoesterasa, y que la relación que tiene con la concentración de fósforo es negativa (Rott *et al.*, 2000), lo cual sugiere que la función de fosfoesterasa se promueve cuando las condiciones de nutrientes son adversas y no hay nutrientes suficientes en el medio.

De todas las poblaciones colectadas, aquellas con el mayor contenido de gránulos de polifosfato se registraron en ríos de planicie, ambas son de *Blennothrix ganeshi*. Estas dos poblaciones se colectaron en aguas con muy baja concentración de FRS, lo cual continúa sugiriendo que las cianobacterias oscilatorias presentan distintas capacidades metabólicas para asimilar el fósforo.

#### *Nitrógeno*

La disponibilidad de nutrientes en ecosistemas bentónicos de agua dulce se determina por fenómenos físicos y químicos que controlan el flujo de nutrientes de estos ambientes (Cotner *et al.*, 2010). En particular, la disponibilidad de nitrógeno es influenciada por diversas transformaciones que pueden ocurrir en los ecosistemas bentónicos (Bowden, 1987). Se ha observado que el agotamiento longitudinal y temporal de la concentración de nitratos en agua de arroyos y ríos causa grandes aumentos en la proporción de cianobacterias capaces de fijar N<sub>2</sub> (Peterson y Grimm, 1992).

Dextro *et al.*, (2018) analizaron cultivos de *Nostoc* carentes de nitrógeno y observaron una disminución drástica en el crecimiento celular y del talo. Otro efecto importante descrito en el anterior trabajo es la presencia de heterocitos tanto en los cultivos carentes de nitrógeno como en aquellos con concentraciones controladas. La diferencia principal que se puede observar entre las poblaciones de *Nostoc* es que aquellas que se encuentran en condiciones ambientales adversas como la escasez de nutrientes, tienen en promedio más heterocitos y estos son de mayor tamaño a aquellas poblaciones que se

encuentran en condiciones normales. De las muestras colectadas en este estudio en promedio se encontraron entre 4 y 5 heterocitos en las muestras provenientes de ríos de montaña, los cuales tuvieron un contenido medio de NID. La población de *Nostoc parmelioides* perteneciente a Iturbide, así como *Compactonostoc verrucosum* de Tambaque mostraron una tendencia a crecer en baja concentración de nitrógeno, y es ahí donde se registraron las tallas de heterocitos más grandes del estudio. Las especies de cianobacterias que presentan heterocitos son diazotróficas, lo que significa que están adaptadas principalmente a concentraciones altas de FRS y son capaces de fijar nitrógeno atmosférico (N<sub>2</sub>) para transformarlo en otras formas asimilables (Stal, 1995). En Iturbide y San Miguel observamos los heterocitos más grandes, pero una ausencia generalizada de gránulos de polifosfato, lo cual concuerda con el nivel bajo de FRS registrado en ese sitio. Esta adaptabilidad explica la presencia de *Nostoc* en varios sitios oligotróficos, como aquellos que encontramos en la Cuenca de México y la Cuenca del Río Balsas.

*Phormidium* y *Microcoleus* son de los géneros más exitosos en los ecosistemas lóticos, en este estudio se encontró tanto en sitios oligotróficos como los de la Cuenca de México, como en sitios con alto contenido de nutrientes, por ejemplo el caso de Micos de la Cuenca del Río Tamuín. Se ha observado en ríos de Nueva Zelanda que cuando la concentración de NID llega a niveles considerables (alrededor de 0.2 mg/L<sup>-1</sup>) es cuando se encuentran las mayores coberturas de poblaciones de *Phormidium* (Wood *et al.*, 2015). Además el trabajo realizado por Heath *et al.*, (2016) encontró que cuando se cultiva *Phormidium* en tratamientos con nitrógeno reducido se observan bajas concentraciones celulares, también analizaron diversos cultivos genéticamente y no encontraron el gen *nifD* el cual está involucrado en la fijación de nitrógeno. Esto contrasta con reportes anteriores donde se ha reportado que algunas especies de *Phormidium* pueden fijar nitrógeno atmosférico (Bergman *et al.*, 1997). En este estudio, la concentración de nitrógeno mostró una relación con el aumento en el largo celular, además de que se observa una relación positiva con el metabolismo de *Phormidium*, donde existe mayor contenido de metabolitos secundarios, además de que parece promover la incorporación de otros nutrientes como FRS en forma de gránulos de polifosfato. Está bien registrado que existe una relación entre las cianobacterias planctónicas que no pueden fijar nitrógeno, i. e. *Microcystis*, en ecosistemas lóticos con niveles elevados de nitrógeno disuelto (Vrede *et al.*, 2009).

*Placoma* forma parte del grupo de las cianobacterias Chroococcales, por lo que carece de heterocitos y por lo tanto de la fijación activa de nitrógeno. Sin embargo, las poblaciones de este organismo se encontraron en sitios de la Cuenca de México y la Cuenca del Río Balsas los cuales se consideran oligotróficos, donde el valor más alto registrado de NID es de  $0.101 \text{ mg/L}^{-1}$  en el sitio de Arroyo Monarca. Esto sugiere que el rol del nitrógeno en el metabolismo y establecimiento de *Placoma* no es un factor tan limitante como parece ser el FRS. Un estudio realizado por Carmona-Jiménez *et al.*, (2016) reportó poblaciones de *Placoma* en ríos de montaña de la región central de México, en sitios con alta oxigenación del agua y con concentraciones bajas de nutrientes. Consecuentemente, Rodríguez-Flores y Carmona-Jiménez (2018) reportaron la presencia de *Placoma regulare* en sitios de la Cuenca de México, mientras que mencionan que este grupo es tolerante a la presencia de FRS en el agua, pero que no se encuentra cuando el NID es predominante. Por lo general en los sitios muestreados existe una correlación positiva entre FRS y NID, lo cual podría explicar por qué los gránulos de polifosfato se correlacionaron de manera positiva con el NID además de el FRS. Estas dos variables ambientales están a su vez relacionadas con la dosis letal media, probablemente porque los nutrientes son elementales para la fabricación de metabolitos secundarios.

Las poblaciones de *Blennothrix* colectadas en Meco y Tambaque tuvieron tamaños contrastantes, y uno de los parámetros ambientales que contrasta entre estos sitios es el contenido de nitrógeno. En el sitio con un contenido muy bajo de nitrógeno (Tambaque) se registraron tallas celulares mayores, pero el talo fue significativamente mayor en el sitio de Meco, donde se registró un mayor contenido de NID. Beltrán-Magos *et al.* (2005) describieron en estos ríos una relación disimilar entre el nitrógeno inorgánico disuelto (DIN) y el fósforo reactivo soluble (FRS), donde el FRS se mantiene constante en valores bajos y el DIN es muy variable y alcanza valores elevados de  $\text{N-NO}_3$ . En este estudio el sitio de *Tambaque* registró los valores más elevados de nitrógeno, y en este sitio se registraron medidas celulares y filamentosas superiores al promedio estudiado.

Stancheva *et al.*, (2013) estudiaron poblaciones de cianobacterias pertenecientes a ríos de California, E.U. y encontraron que para todos los tipos de cianobacterias estudiadas (heterocitosas de vida libre y endosimbiontes) existe un comportamiento sesgado hacia la existencia en ambientes con contenidos de  $\text{NO}_3\text{-N} < 0.075 \text{ mg l}^{-1}$ ,  $\text{NH}_4\text{-N} < 0.04 \text{ mg l}^{-1}$ . Fue

posible encontrar cianobacterias fijadoras de nitrógeno en ambientes con contenidos mayores a los anteriores, pero su abundancia relativa disminuye rápidamente al cruzar esta frontera ambiental fisiológica. Las poblaciones de cianobacterias fijadoras de nitrógeno estudiadas en este trabajo se encontraron en condiciones contrastantes. Mientras que las poblaciones de *Nostoc* estudiadas, todas se encontraron en valores menores a  $\text{NO}_3\text{-N} < 0.075 \text{ mg l}^{-1}$ ,  $\text{NH}_4\text{-N} < 0.04 \text{ mg l}^{-1}$  mencionados por Stancheva *et al.*, (2013), la población perteneciente a *Tolypothrix* colectada en el sitio de Minas Viejas se encontró en un ambiente con contenido de  $\text{NO}_3\text{-N}: 0.600 \text{ mg l}^{-1}$  y  $\text{NH}_4\text{-N}: 0.37 \text{ mg l}^{-1}$ , lo cual puede indicar que las especies tropicales pueden no respetar esta frontera, mientras que aquellas de preferencias ambientales sesgadas hacia ríos de montaña parecen respetarla.

### 9.3 Cianobacterias en ríos: estrategias comunes y adaptaciones de grupo

Las cianobacterias poseen un rango único y altamente adaptable de rasgos eco fisiológicos (Litchman *et al.*, 2010). Estos rasgos, los cuales pueden ser específicos a nivel de género incluyen: 1. La habilidad de crecer y proliferar en temperaturas más cálidas; 2. Flotabilidad gracias a vescículas de gas; 3. Una alta afinidad por fósforo y la habilidad para almacenarlo; 4. Fijación de nitrógeno; 5. Producción de acinetos y otras especializaciones asociadas a su historia de vida y 6. Captura de luz a bajas intensidades y en una gama amplia de longitudes de onda (Carey *et al.*, 2012). Otras adaptaciones incluyen la producción de toxinas y la simbiosis con otras algas u organismos sobre los cuales se pueden desarrollar.

Otra adaptación importante para explicar la enorme presencia de las cianobacterias en los ecosistemas lóticos son los mecanismos de dispersión asexual, como las esporas o la fragmentación, estrategias sexuales (tipos de ciclo de vida) y la forma de crecimiento. Algunos taxones dentro de las familias Nostocaceae, Rivulariaceae y Stigonemataceae de cianobacterias pueden producir acinetos o células de latencia con paredes gruesas (Nichols y Adams, 1982). Estas células aparecen típicamente durante períodos de condiciones no favorables para las cianobacterias, y permiten resistir y dispersarse hasta que las condiciones mejoren. Las cianobacterias que producen acinetos pueden tener una ventaja para soportar condiciones que cada vez varían más (Carey *et al.*, 2012). Aquellas cianobacterias como las Oscillatoriales que no son capaces de formar acinetos se reproducen por medio de fragmentación, donde se forman largos filamentos de células que se pueden romper en fragmentos conocidos como hormogonios que son eficaces en la dispersión de las cianobacterias.

Muchos ecosistemas bentónicos de agua dulce están caracterizados por altas tasas de comensalismo por macroinvertebrados u otros organismos, lo cual se refleja en un fuerte control de la biomasa de los productores primarios (Steinman, 1996). Algunas formas de crecimiento que presentan las cianobacterias ayudan a reducir este comensalismo, un ejemplo es el caso del tapete formado por *Calothrix* y *Homoeothrix*, donde se forma una costra incrustante en el sustrato la cual promueve la dureza y la adhesión.

Rodríguez-Flores y Carmona-Jiménez (2018) describieron un grupo de algas compuesto por *Prasiola mexicana*, *Vaucheria bursata*, *Placoma regularis* y *Nostoc parmelioides*, donde observan que en estas especies, los rizoides se desarrollan en forma de tejido o filamentos, así como en forma colonial, lo cual les brinda tolerancia al flujo constante de agua, la descarga y una alta reacción fotosintética. Del total de las poblaciones colectadas en este estudio un 53.3% fueron colonias mucilaginosas, 43.3% filamentos filiformes en libre crecimiento y 6.6% tapetes formados por filamentos. Estas formas de crecimiento representan ventajas en las comunidades bentónicas ya que promueven la adhesión y la resistencia a cambios en el régimen del agua.

## 10. Conclusiones

Se reconocieron preferencias ambientales y micro ambientales de las poblaciones de cianobacterias entre las dos regiones biogeográficas las cuales tienen orígenes geológicos distintos. Por un lado en las regiones volcánicas silíceas, la preferencia de gran parte de las cianobacterias se sesga hacia temperaturas menores, menor concentración de nutrientes y velocidades de corriente variables, debido a lo accidentado del paisaje y a que se trata de ríos de menor grado, pero con cierto alto grado de perturbación y presión hídrica.

Poblaciones en las cuales se puede observar este comportamiento son *Placoma*, *Compactonostoc*, *Nostoc*, *Microcoleus*, *Phormidium* y *Blennothrix*. Por otro lado, las poblaciones pertenecientes a zonas calcáreas se encuentran en altitudes mucho menores, cercanas a los 300 m sobre el nivel del mar; por ello la temperatura es mayor, así como también lo son los nutrientes al tratarse de ríos de mayor grado cercanos a la costa y con afluentes mucho mayores. Las cianobacterias como *Phormidium* y *Microcoleus* son resistentes a mayores concentraciones de nutrientes y forman crecimientos de gran tamaño. Además de la concentración natural de nutrientes en estos ríos, existe un gran aporte de contaminantes y descargas que promueven el crecimiento de estas especies resistentes, así como de otras algas como clorofitas que también tienen afinidad por condiciones de mayor concentración de fósforo y Nitrógeno.

Se reconocieron estrategias de supervivencia, adaptación y respuesta relacionadas con la disponibilidad de nutrientes y la composición física y química del ambiente. Uno de los casos de estudio que muestra mayor causalidad y respuesta es el de los gránulos de polifosfato. En *Nostoc* se puede observar la pérdida de los gránulos como primer respuesta al estrés causado por la falta de fósforo; en *Phormidium* sp se puede observar división celular relacionada al crecimiento cuando la concentración de fósforo aumenta, por lo que se propone este nutriente como un factor limitante para una plétora de cianobacterias. Por otro lado se reconoce el papel que juega el nitrógeno en el metabolismo de las cianobacterias. Aquellas especies heterocitas tienen una ventaja adaptativa para fijar activamente  $N_2$  del ambiente, sin embargo para aquellas especies que no tienen heterocitos, el nitrógeno no parece actuar como un factor tan limitante como el fósforo. No obstante en

poblaciones de *Phormidium* si promueve mayor concentración de biomasa cuando se encuentra en niveles elevados. También existen especies de cianobacterias sin heterocitos que fijan nitrógeno a través de otras estrategias morfofisiológicas, tales como la fijación con diazocitos durante periodos de obscuridad. O bien el desacoplamiento celular de la fotosíntesis para evitar la inhibición de la enzima nitrogenasa (Bergman *et al.*, 1997). Se ha encontrado que también existen cianobacterias filamentosas como *Schizothrix* que forman tapetes en los cuales en condiciones de luz se fija Nitrógeno a una tasa comparable con la cianobacteria filamentosas *Rivularia*. Se observó una actividad de nitrogenasa tanto en campo como en laboratorio, donde una cepa de esta especie logró fijar Nitrógeno y crecer en condiciones ambientales carentes de este compuesto (Berrendero *et al.*, 2016).

Una de las estrategias de supervivencia que cabe resaltar de este trabajo es tanto el nivel de organización como la forma de crecimiento, donde parece existir una preferencia por formas de vida de tapete, globulares o incrustantes (*Compactomostoc*, *Nostoc* y *Placoma*) como una adaptación para sobrellevar el arrastre causado por velocidades de corriente altas. Asimismo se describe un comportamiento sesgado hacia el crecimiento celular y la disminución del largo de la colonia o los filamentos, también aunado a reducir el arrastre generado por la corriente, lo cual se puede observar en poblaciones de *Compactonostoc*, *Nostoc*, *Phormidium* y *Placoma*.

## 11. Literatura Citada

- Alberti, M., Booth, D., Hill, K., Coburn, B., Avolio, C., Coe, S. y Spirandell, D. (2007). The Impact of Urban Patterns on Aquatic Ecosystems: An Empirical Analysis in Puget Lowland Sub-basin. En: *Landscape and Urban Planning*, 80, pp. 345-361.
- Alboal, M., y Fletcher, L. (1996). Structure and ecology of *Placoma vesiculosum* (Entophysalidaceae, Cyanophyceae) from a southeastern Spanish saltwater torrent. *Phycologia* 35: 537-541.
- algal response to storms in a tropical stream. *Ecology* 78:
- Beltrán Magos, Yenny Paola. (2014). "Taxonomía integrativa de *Blennothrix ganeshii* (Cyanobacteria/cyanoprokaryota) de la región central de México". (Tesis de Doctorado). Universidad Nacional Autónoma de México, México. Recuperado de: <https://repositorio.unam.mx/contenidos/81921>
- Beltrán-Magos, Yenny, Jiménez, Javier y Vilaclara, Gloria. (2005). Microhabitat and morphological variation in fresh water *Blennothrix ganeshii* (Oscillatoriaceae, Cyanophyceae) populations in streams of central Mexico. *Algological Studies*. 117. 133-146.
- Berrendero, E., Johansen, J., Kaštovský, J., Bohunická, M., y Čapková, K. (2016). *Macrochaete* gen. nov. (Nostocales, Cyanobacteria), a taxon morphologically and molecularly distinct from *Calothrix*. *Journal of Phycology*. 52. 10.1111/jpy.12425.
- Berrendero, E., Valiente, E. F., Perona, E., Gómez, C. L., Loza, V., Muñoz-Martín, M. Á., y Mateo, P. (2016). Nitrogen fixation in a non-heterocystous cyanobacterial mat from a mountain river. *Scientific Reports*, 6(1), 30920. <https://doi.org/10.1038/srep30920>
- Bhaya, D., Vaultot, D., Amin, P., Takahashi, A.W., y Grossman, A.R. (2000). Isolation of 392 regulated genes of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC 6803 by differential display. *J Bacteriol* 182:5692-99.
- Blenkinsopp, S.A. y Lock, M.A. (1994), The impact of storm-flow on river biofilm architecture1. *Journal of Phycology*, 30: 807-818.
- blue-green alga (cyanobacterium) *Nostoc commune* UTEX 584. *Phycologia* 29, 139-145.
- Blum, J.L. (1956) The ecology of river algae. *Bot. Rev* 22, 291-341
- Branco, C.C.Z., Bispo, P.C., Peres, C.K., Tonetto, F.A. y Branco, L.H.Z. (2014). The roles of environmental conditions and spatial factors in controlling stream macroalgal communities. *Hydrobiologia* 732: 123-132.
- Broady, P., y Ingerfeld, M. (1991). *Placoma regulare* sp. nov. (Entophysalidaceae, Cyanobacteria) from New Zealand streams. *Phycologia*. 30. 547-555. 10.2216/i0031-8884-30-6-547.1.
- Brown, M.R., Kornberg A. (2004) Inorganic polyphosphate in the origin and survival of species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A*. Nov 16;101(46):16085-7.
- Buffington, J.M., y Montgomery, D.R. (2013). Geomorphic classification of rivers. En: Shroder, J. (Editor in Chief), Wohl, E. (Ed.), *Treatise on Geomorphology*. Academic Press, San Diego, CA, vol. 9, *Fluvial Geomorphology*, pp. 730-767
- Cantoral-Uriza, E.A. (1997) *Diatomeas (Bacillariophyceae) de ambientes lóticos en la cuenca baja de la Huasteca Potosina, México*. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. México.
- Carmona-Jiménez, J.**, G. Alcaráz, M. Bojorge y L. Collado. 2013. El gran desafío de los seres vivos en ambientes fluviales. *Ciencias* 107-108: 66-75. Índice de Revistas Mexicanas de Divulgación Científica y Tecnológica- CONACyT. ISSN-0187-6376.
- Carmona Jiménez, J., Ramírez Rodríguez, R., Bojorge-García, M. G., González Hidalgo, B., y Cantoral-Uriza, E. A. (2016). Estudio del valor indicador de las comunidades de algas bentónicas: una propuesta de evaluación y aplicación en el río Magdalena, Ciudad de México. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 32(2), 139-152.
- Carmona-Jiménez, J., y Caro-Borrero, A. (2017). The last peri-urban rivers of the Mexico Basin: establishment of potential reference conditions through the evaluation of ecological quality and biological indicators. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88: 425-436.

- Caro-Borrero, A. y **Carmona-Jiménez J.** 2018. Habitat preferences in freshwater benthic macroinvertebrates: algae as substratum and food resource in high mountain rivers from Mexico. *Limnologica*. 69:10-17.
- Cartajena, M.G., Carmona, J., y Perona, E. (2020). Aspectos ecológicos, taxonómicos y de distribución de cianobacterias bentónicas en cinco ríos de la región central de México. *Acta botánica mexicana*, (127), e1639.
- Casamatta D A and Hašler P. (2016). Blue-green algae (Cyanobacteria) En: rivers. In: Necchi Chater, K. F., y Merrick, M. J., (1979) *Developmental Biology of Prokaryotes* (ed. Parish, J. H.) *Blackwell*, Oxford 93–114.
- Comisión Nacional del Agua, CONAGUA. (2012) Servicio Meteorológico Nacional. Reporte Anual 2012. *Gerencia de meteorología y climatología*. 23pp.
- Conley, D., Paerl, H., Howarth, R., Boesch, D., Seitzinger, S., Havens, K., Lancelot, C. y Likens, G. (2009). Controlling Eutrophication: Nitrogen and Phosphorus. *Science*. 323. 1014-1015.
- Cotler, H. (2010). Las Cuencas Hidrográficas de México: Diagnóstico y Priorización. *Pluralia Ediciones*. Ciudad de México. 232 p.
- Cotner, J., Hall, E., Scott, T., y Heldal, M. (2010). Freshwater Bacteria are Stoichiometrically Flexible with a Nutrient Composition Similar to Seston . En: *Frontiers in Microbiology* (Vol. 1, p. 132).
- Peterson, C., y Grimm, N. (1992). Temporal Variation in Enrichment Effects during Periphyton Succession in a Nitrogen-Limited Desert Stream Ecosystem. *Journal of the North American Benthological Society*. 11. 20. 10.2307/1467879.
- Cuevas, M.L., Garrido, A., Pérez, J.L., y González, D.I. (2010). Procesos de cambio de uso de suelo y degradación de la vegetación natural. En: Cotler, H., coord. *Las cuencas hidrográficas de México. Diagnóstico y priorización*. Semarnat, INE y Fundación G. Río Arronte I.A.P. México, D.F. p:96-103.
- Darley, W.M., (1982) *Algal Biology: a Physiological Approach*. *Blackwell Scientific Publication*, Oxford London, pp. 21–52.
- Daw-Guerrero, A. (2020). *La evaluación del estado ecológico en ríos calcáreos tropicales de la Huasteca Potosina: Algas y macroinvertebrados bentónicos como indicadores*. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. Tesis de maestría. 123p.
- De la Torre Díaz, J.L. 2009. Geografía. McGrawHill Education. México 280 p.
- Dextro, R., Moutinho, F., y Nordi, C. (2018). Growth and special structures production of *Nostoc paludosum* (Nostocaceae, Cyanobacteria) under nutrient starvation and different light intensities. *Ambiente e Agua - An Interdisciplinary Journal of Applied Science*. 13. 1. 10.4136/ambi-agua.2191.
- Douterelo, I., Perona, E., y Mateo, P. (2004). Use of cyanobacteria to assess water quality in running waters. *Environmental pollution*, 127(3), 377-384.
- Drobniewska, A., Tarczynska, M., Mankiewicz, J., Jurczak, T., Zalewski, M., (2004). Increase of crustacean sensitivity to purified hepatotoxic cyanobacterial extracts by manipulation of experimental conditions. *Environmental Toxicology* 19, 416e420.
- Elosegui, A. y Sabater, S. (Eds.), (2009). Conceptos y técnicas en ecología fluvial. *Fundación BBVA*. España. 472 p.
- Elser, J.J., Bracken, M.E., Cleland, E.E., Gruner, D.S., Harpole, W.S., Hillebrand, H., Ngai, J.T., Seabloom, E.W., Shurin, J.B. and Smith, J.E. (2007), Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10: 1135-1142
- Flecker, A.S. (1992), Fish Predation and The Evolution of Invertebrate Drift Periodicity: Evidence from Neotropical Streams. *Ecology*, 73: 438-448.
- González-Torres, E.A., Morán-Zenteno, D.J., Mori, L., y Martiny, B.M. (2015). Revisión de los últimos eventos magmáticos del Cenozoico del sector norte-central de la Sierra Madre del Sur y su posible conexión con el subsuelo profundo de la Cuenca de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 67 (2): 285-297.
- Hammer, O. (2013). *Past 3.x-The Past of the future*. Natural History Museum. University of Oslo.

- Heath, M., Susie, W., Roger, Y., y Kenneth, R. (2016). The role of nitrogen and phosphorus in regulating *Phormidium* sp. (Cyanobacteria) growth and anatoxin production. *FEMS Microbiology Ecology*. 92. fiw021. 10.1093/femsec/fiw021.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (2002). Síntesis de información geográfica del estado de San Luis Potosí. Aguascalientes, Ags. México.
- Jansson, M., Olsson, H., y Pettersson, K. (1988). Phosphatases; origin, characteristics and function in lakes. *Hydrobiologia*, 170: 157–175.
- Jiménez, Javier, Magos, Yenny y Collado-Vides, Ligia. (2005). Taxonomy and distribution of freshwater *Blennothrix ganeshii* Watanabe et Komarek (Oscillatoriaceae, Cyanophyceae) from central Mexico. *Nova Hedwigia*. 80. 323-334. 10.1127/0029-5035/2005/0080-0323.
- Jr. O (Ed.), *River Algae*. Brazil: Springer, 5–34.
- Kivrak, Ersin y Uygun, Ayşe. (2012). The structure and diversity of the epipellic diatom community in a heavily polluted stream (the Akarçay, Turkey) and their relationship with environmental variables. *Journal of Freshwater Ecology*. 27. 443-457.
- Komárek, J. (2016) A polyphasic approach for the taxonomy of cyanobacteria: principles and applications, *European Journal of Phycology*, 51:3, 346-353
- Komárek, J. y J. Kaštovský, 2003. Adaptability in diversification processes of cyanobacteria; the example of *Synechococcus bigranulatus*. *Archiv für Hydrobiol./Algol. Stud.* 109: 299–304
- Komárek, J. and Anagnostidis, K. (2005) *Cyanoprokaryota 2.Teil: Oscillatoriales*. Elsevier GmbH, Munchen, 759 p.
- Komárek, J., y Anagnostidis, K. (2005) *Cyanoprokaryota 2.Teil: Oscillatoriales*. Elsevier GmbH, Munchen, 759 p.
- Komárek, J. 2013. *Cyanoprokaryota Part 3: Heterocytous genera*. Süßwasserflora von Mitteleuropa 19(3): 1-1131.
- Kozlikova-Zapomelova, E., Hrouzek, P., Rehakova, K., Sabacka, M., Stibal, M., Caisova, L., Komárková, J., y Lukesova, A. (2008). Morphological variability in selected heterocystous cyanobacterial strains as a response to varied temperature, light intensity and medium composition. *Folia microbiologica*. 53. 333-41. 10.1007/s12223-008-0052-8.
- Kumar, K., Maella-Herrera, M.A., Golden, J.W. (2010) Cyanobacterial heterocysts. *Cold Spring Harbor Perspect. Biol.* 2, a000315 (2010)
- Legorreta, J. (2009). *Rios, lagos y manantiales del Valle de México*. Universidad Autónoma Metropolitana. Gobierno del Distrito Federal, México. 365 p.
- Leon-Tejera, H., Montejano, G., y Cantoral-Uriza, E. (2003). Some little known Hydrococcaceae (Cyanoprokaryota) from Central Mexico. *Algological Studies*. 109. 363-374. 10.1127/1864-1318/2003/0109-0363.
- Litchman, E., de Tezanos Pinto, P., y Klausmeier, C., Thomas, M., y Yoshiyama, K. (2010). Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton. *Hydrobiologia*. 653. 15-28. Carey, C., Ibelings, B., Hoffmann, E., Hamilton, D., y Brookes, J. (2011). Eco-physiological adaptation that favour freshwater cyanobacteria in a changing climate. *Water research*. 46. 1394-407.
- Livingstone, D., y Whitton, B. (1983). Influence of phosphorus on morphology of *Calothrix parietina* (Cyanophyta) in culture. *British Phycological Journal*. 18. 29-38.
- Loza, V., Perona, E., Carmona, J., y Mateo, P. (2013). Phenotypic and genotypic characteristics of *Phormidium*-like cyanobacteria inhabiting microbial mats are correlated with the trophic status of running waters. *European Journal of Phycology*, 48(2), 235-252.
- Mateo, P., Leganés, F., Perona, E., Loza, V., y Fernández-Piñas, F. (2015). Cyanobacteria as bioindicators and bioreporters of environmental analysis in aquatic ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, 24, 909-948.
- McCormick, P.V., O'Dell, M.B., Shuford, R.B.E., Backus, J.G., y Kennedy, W.C. (2001) Periphyton responses to experimental phosphorus enrichment in a subtropical wetland. *Aquat Bot* 71:119–139
- Nichols, J.M., y Adams, D.G. (1982). Akinetes. En: Carr, N.G., Whitton, B.A., (eds.) *The biology of cyanobacteria*. Oxford, UK: Blackwell Scientific, 387–412.

- Patrick, R., 1974. Effects of abnormal temperatures on algal communities. En: J. W. Gibbons y R. R. Sharitz (eds), *The Thermal Ecology Conf.* 730505, Technical Info. Serv., Atomic Energy Comm., Oakridge, Tenn. 335–349.
- Peña, E.J., Palacios, M.L., y Ospina, N. (2005). Algas como indicadoras de contaminación. Programa Editorial Universidad del Valle. Colombia. 164p.
- Percival, S., Yates, M.V., Williams, D., Chalmers, R., y Gray, N.F. (2013). *Microbiology of Waterborne Diseases: Microbiological Aspects and Risks: Second Edition.*
- Percival, S.L., Marylynn, V., Yates, D., Williams, R., Chalmers, N., Gray. (2014). *Microbiology of Waterborne Diseases: Microbiological Aspects and Risks. Second edition, Academic Press, London, 1–696*
- Peterson, C.G. (1996). Mechanisms of lotic microalgal colonization following space clearing disturbances acting at different spatial scales. *Oikos* 77: 417-435.
- Pringle, C.M., y Hamazaki, T. (1997). Effects of fishes on algal response to storms in a tropical stream. *Ecology* 78:00-000. Diciembre.
- Quiblier, C., Wood, S., Echenique-Subiabre, I., Heath, M., Villeneuve, A. y Humbert, J. F. (2013). A review of current knowledge on toxic benthic freshwater cyanobacteria: Ecology, toxin production and risk management. *Water research* (47): 5464-5479.
- Rippka, R., Deruelles, J., Waterbury, J. B., Herdman, M., y Stanier, R. Y. (1979). Generic Assignments, Strain Histories and Properties of Pure Cultures of Cyanobacteria. *Microbiology*, 111(1), 1–61.
- Rodríguez-Flores, R., y Carmona-Jiménez, J. (2018). Ecology and distribution of macroscopic algae communities in streams from the Basin of Mexico. *Botanical Sciences*, 96(1), 63-75.
- Rott, E., Walser, L., Kegele, M. (2000) Ecophysiological aspects of macroalgal seasonality in a gravel stream in the Alps (River Isar, Austria), *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 27:3, 1622-1625
- Schirmer, B., Alexandre, A. y Homayoun, B. (2011). The origin of multicellularity in cyanobacteria. *BMC evolutionary biology*. 11. 45.
- Scott, J.T., y Marcarelli, A.M. (2012). Cyanobacteria in freshwater benthic environments. En: B. Whitton (Ed.), *Ecology of Cyanobacteria II: their diversity in space and time* (pp. 271-189.). Springer.
- Seufferheld, M., Alvarez, H., y Farías, M. (2008). Role of Polyphosphates in Microbial Adaptation to Extreme Environments. *Applied and environmental microbiology*. 74. 5867-74. 10.1128/AEM.00501-08.
- Sheath, R.G. y Cole, K.M. (1992) Biogeography of stream macroalgae in North America. *Journal of Phycology* 28:4.
- Singh. S.P., Montgomery, B.L. (2011) Determining cell shape: adaptive regulation of cyanobacterial cellular differentiation and morphology. *Trends Microbiol.* Jun;19(6):278-85.
- Sinha, R. (2003). Stress Responses in Cyanobacteria. En: *Modern Trends in Applied Ecology*. Primera Edición. Kluwer Academic/Plenum Publishers, Nueva York. (pp. 201-218).
- Six, C., Thomas, J.C., Garczarek, L., Ostrowski, M., Dufresne, A., Blot, N., Scanlan, D.J., Partensky, F. (2007) Diversity and evolution of phycobilisomes in marine *Synechococcus* spp.: a comparative genomics study. *Genome Biol.* ;8(12):R259.
- Soininen, Janne y Könönen, Katriina. (2004). Comparative study of monitoring South-Finnish rivers and streams using macroinvertebrate and benthic diatom community structure. *Aquatic Ecology*. 38. 63-75.
- Stal, L.J. (1995), Physiological ecology of cyanobacteria in microbial mats and other communities. *New Phytologist*, 131: 1-32.
- Wood, S.A., Wagenhoff, A., Kelly, D. (2015) Phormidium blooms- Relationships with Flow, Nutrients and Fine Sediment in the Maitai River. Cawthron Institute Report No. 2723 Prepared for Nelson City Council. Bergman, B., Gallon, J. R., Rai, A. N., y Stal, L. J. (1997). N2 Fixation by non-heterocystous cyanobacteria. *FEMS Microbiology Reviews*, 19(3), 139–185. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.1997.tb00296.x>

- Stancheva, Rosalina, Sheath, Robert, Read, Betsy, McArthur, KD., Schroepfer, Chrystal, Kociolek, Patrick y Fetscher, A.. (2013). Nitrogen-fixing cyanobacteria (free-living and diatom endosymbionts): Their use in southern California stream bioassessment. *Hydrobiologia*. 720.
- Steinman, A. D. (1996). Effect of grazers on freshwater benthic algae En: Stevenson, R. J., Bothwell, M.L., y Lowe, R.L. (eds.). *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego, California. P. 341-373
- Stomp, M., van Dijk, M. A., van Overzee, H. M. J., Wortel, M. T., Sigon, C. A. M., Egas, M., Hoogveld, H., Gons, H. J., y Huisman, J. (2008). The Timescale of Phenotypic Plasticity and Its Impact on Competition in Fluctuating Environments. *The American Naturalist*, 172(5), E169–E185.
- Strunecký, O., Komárek, J., Johansen, J., Lukešová, A. and Elster, J. (2013), Molecular and morphological criteria for revision of the genus *Microcoleus* (Oscillatoriales, Cyanobacteria). *J. Phycol.*, 49: 1167-1180. <https://doi.org/10.1111/jpy.12128>
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins K.W., Sedell, J.R., y Cushing, C.E. (1980). The River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130-137.
- Vrede, T., Ballantyne, A., Mille-Lindblom, C., Algesten, G., Gudasz, C., Lindahl, A., y Brunberg, A.K. (2009). Effects of N : P loading ratios on phytoplankton community composition, primary production, and N fixation in a eutrophic lake. *Freshw. Biol.* 54: 331– 344.
- Whitton, B.A. (2012). *Ecology of cyanobacteria II*. Springer. U.K. 753p.
- Whitton, B.A., Potts, M., Simon, J.W. and Grainger, S.L.J. (1990) Phosphatase activity of the
- Whitton, B.A., y Potts, M. (2000). Introduction to the Cyanobacteria. En: B.A. Whitton, M. Potts (Eds.), *The ecology of Cyanobacteria. Their diversity in time and space* (pp. 1-11). Springer.
- Wilde, E.W., Tilly, L.J. Structural characteristics of algal communities in thermally altered artificial streams. *Hydrobiologia* 76, 57–63 (1981). <https://doi.org/10.1007/BF00014034>
- Wood, S.A. (2004). Bloom Forming and Toxic Cyanobacteria in New Zealand Species Diversity and Distribution, Cyanotoxin Production and Accumulation of Microcystins in Selected Freshwater Organisms. Tesis de doctorado, Victoria Univeristy of Wellington.